ADANSONIA, ser. 2, 16 (2) : 167-203, 1976.

ESSAIS DE TAXONOMIE SYNCRÉTIQUE

1. ÉTUDE SUR LES *MELIACEÆ* DE MADAGASCAR

par Jean-François LEROY

ABSTRACT: Besides numerical taxonomy, and perhaps in a slight opposition to it, there is a modern taxonomy attempting to emphasize the biological viewpoint, founded on the ontogenetic and phylogenetic study of organisms. According to these views, one must not consider isolated or empirical characters, but relationships between them and their biological significance. Taxonomy is a theoretical enterprise endeavouring, as far as possible, an integration of isolated characters into a superior function (evolution or development). It should be named *syncretic taxonomy* in order to underline the importance of characters considered as parts of an integrated whole.

Here these ideas are enlightened by studies on Malagasy *Meliaceæ*. Besides a theoretical part, five new taxa are described, viz. three new species, and one genus typifying a new subfamily.

* * *

Toutes les descriptions de *Meliaceæ* publiées, y compris celles dont je suis l'auteur, sont des descriptions classiques de type dit empirique ou objectif. Elles rassemblent ou prétendent rassembler les données que tout botaniste d'expérience est capable de percevoir, en se gardant de l'inférence, à la suite d'une analyse suffisamment poussée des organes de la plante. C'est là une opération mal définie, car dans le rapport de connaissance entre le descripteur et le caractére, celui-ci n'a que les contours qu'on lui prête et celui-là ignore une bonne part des déterminismes intellectuels mis en branle dans les profondeurs de son subconscient. En fait, allant à chaque pas au-delà du strict constat des faits bruts, la description classique réunit sur un même plan des éléments parfaitement hétérogènes quant à leur signification scientifique. Affirmer, comme je l'ai fait, qu'il existe 1-2 ovules *vestigiaux* par loge chez le *Capuronianthus* n'est qu'une hypothèse, mais en raison du très grand degré de probabilité qui s'y attache, je l'ai fait inconsciemment accéder au rang de fait; et fait de rang très élevé — mais l'établissement de la hiérarchie relève d'un deuxième temps et plein de conscience celui-là — venant se joindre à quelques autres : capsules à déhiscence septifrage, graines non ailées, *semblant* constituer le syndrome d'une sous-famille à part, où prendraient place le *Carapa* et

le *Xylocarpus;* les *Carapoideæ*. J'ai dit « semblant constituer » indiquant ainsi la frontière au-delà de laquelle commence le domaine de l'hypothèse reconnue. Domaine où les auteurs ne se laissent entraîner qu'avec prudence ou crainte, et qui, de toute évidence, reste étranger à celui de la description taxonomique. Mais celle-ci, sur le plan des progrès de la connaissance, ne vaut-elle pas que dans la mesure où elle touche la frontière de l'hypothèse? où, sorte de « schème moteur », elle incite à cette dernière? La description empirique, statique, celle qu'on exprime communément par le dessin du visible et qui semble la plus incontestable, est certainement d'un grand intérêt pratique. Se donnant pour telle, elle ne trompe pas, et peut, par sa perfection, aider grandement aux progrès de la science et confiner aux sommets du travail humain. Dans son essence cependant, elle ne relève pas de la science, laquelle est une entreprise théorique et périlleuse. Au-delà de la description classique, se trouve un immense domaine de recherche presque encore vierge, celui de la Taxonomie fondée sur l'ontogénétique générale et comparative : étude des formes et des fonctions au cours du développement de l'individu, dans ses rapports avec le milieu et dans ses rapports de parenté et de descendance, taxonomie des mécanismes ontogénétiques dans un cadre phylogénétique.

En opposition aux méthodes anciennement établies, fondées sur le principe de la subordination des caractères et accusées, souvent à juste titre, de subjectivité, les méthodes modernes de la taxonomie numérique ont tenté de pousser à l'extrême l'objectivité de la connaissance, en décomposant l'objet en éléments supposés sans relation entre eux, introduisant ainsi la notion de caractère isolé. A la limite, l'être vivant devient taxonomiquement une *mosaïque* de caractères et donc matériel privilégié pour le traitement mathématique et l'emploi de l'ordinateur. C'est une méthode intéressante dans la mesure où elle force à pratiquer une analyse rigoureuse et approfondie de l'objet, mais dont la portée reste limitée, voire même dangereuse en ce qu'elle ne résout nullement le problème classique posé par la nature du fait. De plus, elle nous prive d'emblée d'une part d'information ; celle que, par intuition — due à l'ordinateur cérébral après une longue expérience pratique — nous semblons détenir a priori et comme subjectivement.

Je propose au contraire de retenir initialement cette information et d'en faire la trame de recherches poussées, redonnant ainsi à l'intuition son rôle moteur en taxonomie. C'est en procédant de la sorte, et malgré les embûches insurmontables, que les grands naturalistes du XVIII[e] et du XIX[e] siècle — je pense notamment à Bernard et Antoine Laurent DE JUSSIEU — ont fait leurs œuvres immortelles; c'est aussi en procédant de la sorte qu'ils se sont du même coup exposés aux critiques modernes et qu'ils ont suscité les réactions de la taxonomie numérique déjà pressentie par ADANSON dès 1763. En vérité, la science des siècles passés ne permettait pas plus la construction biologique d'une taxonomie qu'elle ne permettait, parce que le caractère taxonomique est un caractère biologique, l'élaboration d'une taxonomie numérique.

La taxonomie syncrétique[1], par opposition à la taxonomie numérique,

tente de saisir les rapports entre caractéres et de fonder sur le lien, sur la fonction, sur le global. En direction non pas seulement de l'établissement de syndromes de caractères mais aussi de leur compréhension génétique et physiologique, et, éventuellement, de leur réduction à l'unité, dans la perspective encore bien lointaine de la taxonomie moléculaire.

Voici, par exemple, quelques caractéres extraits d'une description du *Capuronianthus* par PENNINGTON & STYLES, auteurs d'une trés belle monographie sur les *Meliaceæ* **(15)** :

Bourgeons nus. Feuilles décussées pennées. Fleurs unisexuées en courts racémes ou panicules axillaires. Calice profondément 4-lobé ou avec 4 sépales libres, imbriqués. Pétales 4 (5), libres, ordinairement contortés, moins fréquemment imbriqués. Anthères 8... Ovaire 2-4-loculaire... Capsule à 3-4 valves, courtement rostrée avec un stipe court.

Cette description, excellente dans le mode classique, exprime une analyse strictement empirique, soigneusement tenue en dehors de toute considération théorique. Aucune indication des rapports existant entre les différentes parties, type de rapports dont rend compte le diagramme théorique. Aucune indication relevant de l'ontogénétique et mettant en lumière des rapports de succession ou des faits de genèse.

On trouvera ci-dessous un essai de taxonomie syncrétique appliquée à l'étude de deux genres de *Meliaceæ* présents à Madagascar et très lointainement apparentés : *Neobeguea* et *Capuronianthus*. J'y ajouterai l'étude d'un genre nouveau assez extraordinaire, relevant d'un tout autre groupe encore inconnu, le *Neomangenotia*.

Je tenterai de traiter ces genres dans l'esprit que j'ai défini, en m'efforçant de saisir les apparentements, démarche qui devrait éclairer la signification taxonomique des caractères, mais qui entraîne à étendre l'étude à d'autres genres comme le *Khaya*, proche parent du *Neobeguea*, d'une part, le *Xylocarpus* et le *Carapa*, parmi les alliés éloignés du *Capuronianthus*, d'autre part.

J'ai, bien entendu, choisi un terrain où dans l'état actuel de nos connaissances, je pouvais amorcer pratiquement une Taxonomie syncrétique. Les champs difficiles où la phylogenèse et l'ontogenèse en sont encore à des balbutiements ont été écartés, notamment la Caryologie, la Palynologie, la Chimiotaxonomie. L'œuvre de l'avenir sera de jeter les ponts et de construire une science d'ensemble parfaitement intégrée. Dans mon esprit, la Taxonomie syncrétique est une méthode absolument générale, mais qui, pour le moment, ne peut prétendre qu'á une amélioration notable de la Taxonomie classique, á la fois sur le plan pratique, dans certains secteurs,

1. Appellation, déjà proposée dans une publication antérieure **(13)**, d'une méthode que j'ai pratiquée et définie entre 1961 et 1968. Il faut se garder ici de prendre le terme de syncrétisme dans ses sens habituels tels qu'ils sont rapportés par André LALANDE (Dict. phil.). Il n'y entre, bien entendu, aucune connotation de connaissance grossière ou conventionnelle. Appliqué à une méthode, il signifie l'accent mis sur le global, non seulement au départ — l'analyse pouvant être immédiate — mais comme finalité du processus, essentiellement analytique, de recherche. Le global final est un global reconstitué, théoriquement élaboré, rendu adéquat aux préoccupations de la connaissance. Comme l'écrit B. VERDCOURT **(18)** « when a classification is natural it is found that... it has useful information locked up in it not apparent at first sight ».

et sur le plan des perspectives. Elle n'est en somme qu'un infléchissement biologique déterminé, conforme à la définition de la science intégrative supérieure qu'est la Taxonomie.

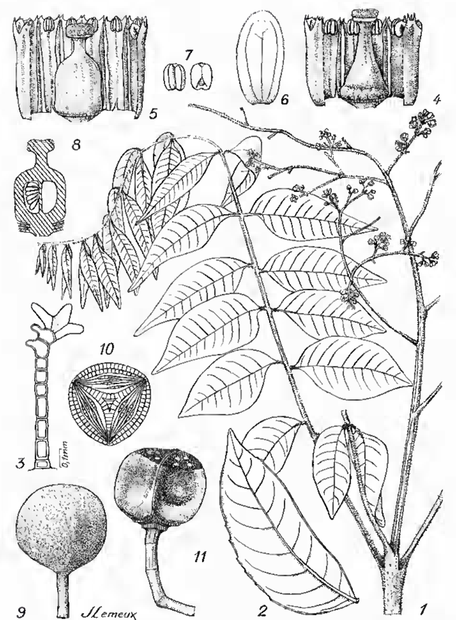
La Taxonomie syncrétique, portée par essence vers la liaison des caractères, se prête mal à l'exposé analytique. Conventionnellement, je diviserai celui-ci en 6 parties : I, Présentation sommaire des genres en taxonomie classique; II, Les mécanismes de développement; III Écologie; IV, Hypothèses sur l'évolution; V, Taxonomie syncrétique des genres *Neobeguea* et *Capuronianthus*; VI, Mise en évidence d'un type d'organisation encore inconnu dans la famille.

I. — PRÉSENTATION DES GENRES. DESCRIPTION DE TROIS ESPÈCES NOUVELLES

KHAYA A. Juss. — Arbres à feuillage caduc. Feuilles paripennées, à folioles entières, glabres. Inflorescences en grands thyrses axillaires très ramifiés. Fleurs 4-5-mères, unisexuées [1]. Calice 4-5-lobé, à lobes imbriqués ou soudés. Pétales 4-5, contortés. Tube staminal portant 8-10 anthères ou anthérodes. Disque bien développé dans les fleurs ♂. Ovaire 4-5-loculaire, 12-16 (-18) ovules par loge. Style largement capité en disque recouvert de papilles stigmatiques. Fruit : capsule érigée, plus ou moins globuleuse, ligneuse, septifrage, s'ouvrant en 4-5 valves du sommet, à valves restant jointes à la base, à grosse columelle ligneuse, 4-5-gone. Graines 8-10 par loge, étroitement ailées tout autour, à albumen mince. Embryon à cotylédons collatéraux, radicule légèrement exserte. — 5-6 espèces africano-malgaches, très proches l'une de l'autre et ne formant guère qu'une super-espèce. Le *Khaya* est un genre très proche du *Swietenia* Jacq., genre de la forêt dense humide d'Amérique tropicale réduit lui aussi à une super-espèce *S. mahagoni* (L.) Jacq.; il est également apparenté aussi au *Soymida* A. Juss., grand arbre très rameux du sud de l'Inde et de Ceylan, également monospécifique (*S. febrifuga* (Roxb.) J. Juss.). Le *Soymida* présente deux caractères d'un intérêt particulier : les valves de la capsule se séparent en deux couches, comme chez le *Swietenia*, l'inflorescence est terminale (ou, d'après PENNINGTON & STYLES, axillaire), caractères qui se retrouvent chez le *Neobeguea*.

NEOBEGUEA Leroy (7, 10). — Arbres à feuillage caduc. Feuilles paripennées, à folioles dentées ou subentières. Inflorescences terminales ou, chez une espèce, terminales et axillaires. Fleurs 4-mères, unisexuées. Calice gamosépale 4-lobé. Pétales 4, contortés. Tube staminal portant 8-10 anthères ou anthérodes. Disque bien développé dans les fleurs ♂. Ovaire 3-loculaire, à 4-6 ovules par loge. Style capité en disque stigmatique. Fruit : capsule

1. Les genres *Khaya*, *Neobeguea*, *Capuronianthus*, *Xylocarpus* et *Carapa* sont, d'après PENNINGTON & STYLES, à fleurs unisexuées.



Pl. 1. — **Neobeguea ankaranensis : 1,** rameau florifère × 2/3; **2,** foliole × 2/3; **3,** poil sur rameau; **4,** fleur ♂? après retrait du périanthe × 12; **5,** fleur ♀? après retrait du périanthe × 12; **6,** pétale × 8; **7,** anthère × 20; **8,** coupe schématique du pistil; **9,** fruit × 2/3; **10,** coupe schématique dans un fruit; **11,** columelle du fruit × 2/3 (1, 3, *6269-SF*; 2, 9, *3043-SF*; 4, 5, 6, 7, 8 (spécimen non noté), 10, 11, *6186-SF*).

érigée ± trigone, 3-valvaire, ligneuse, septifrage, à valves s'ouvrant du sommet et se détachant isolément et en deux couches. Columelle ligneuse, trigone, avec cicatrices des graines au sommet. Graines 3-4 par loge, à aile périphérique large; albumen mince. Embryon à cotylédons collatéraux, chiffonnés, séparables, à radicule à peine exserte.

Genre endémique de Madagascar composé de 3 espèces bien définies, (Pl. 10). Récolté dès 1841, par PERVILLÉ dans l'Ambongo, puis par PERRIER et par de nombreux prospecteurs, le *Neobeguea mahafaliensis*, Andy ou Bemahova, était considéré comme un *Khaya*. C'est à PERRIER que l'on doit la première récolte du *N. leandriana*: un échantillon en fleurs du Tsingy de Bemaraha (1911). Quant à la 3e espèce, *N. ankaranensis*, (Pl. 1, 7, 10), le *gavoala* des Malgaches, elle n'a été découverte que récemment (CAPURON, 1951, plateau calcaire de l'Ankarana).

Neobeguea leandriana Leroy, *sp. nov.*

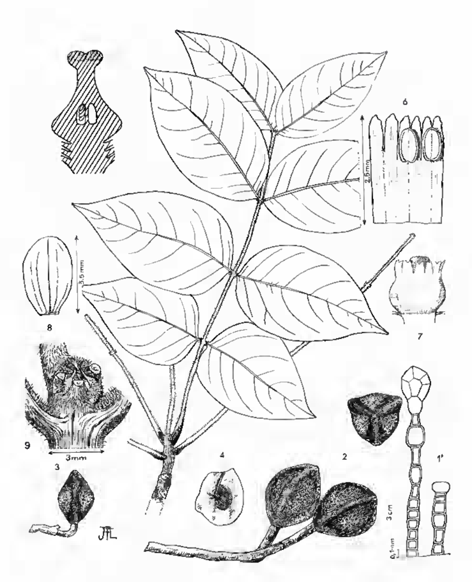
Arbor mediocris v. magna. Rami veteres robusti glabri, lenticellis et foliorum cicatricibus ornati, longitudinaliter striati. Ramuli novelli haud visi. Gemmæ perulis scariosis tectae. Folia adulta rachi tereti, basi dilatata, 10-20 cm longa, c. 1,5 mm crassa, pilis glandulosis minutis instructa, 4-8 foliolis 4-9 cm longis, 3-4 cm latis, breviter petiolulatis; foliola opposita v. subopposita, ovata v. ovato-elliptica, satis v. paulo asymmetrica, basi obtusa v. subrotundata, apice acuta v. acuminata, subintegra, supra glabra, subtus secus nervos et venas pilis glandulosis instructa; nervi laterales graciles utrinque 5-9 adscendentes, curvati, subtus satis prominentes; petiolulus satis tomentosus, supra paullo canaliculatus, 0,5-2 mm longus. Inflorescentiæ thyrsoideæ, terminales v. axillares, e ramulis veteribus prodentibus, pilis glandulosis albis minutis instructæ; axis primarius 10-20 cm longus; axes secundarii plus minusve rectangularii, glomeruli cymosis terminati. Bracteæ oblongæ, caducæ. Flores unisexuales, 3-4 cm longi, in sicco rubescentes; calyx 4-lobus; petala 4 concavo-cucullata; stamina 8; tubus stamineus c. 2,5 mm altus, urceolatus infloribus ♂, 16-lobatus; antheræ 8, vix oblongæ, 0,7 mm longæ, steriles in floribus ♀, inclusæ. Discus crassissimus in floribus ♂, obsoletus in ♀. Ovarium ♀ subconicum, 2,5 mm altum, 2-3-loculare, in quoque loculo 4-ovulatum. Capsula trigona, c. 3 cm diametro. Semina adulta in quoque loculo 2-4. — Pl. 2, 7, 10.

TYPE : *Leandri 2127*, Antsingy, vers Ambodiriana, E d'Antsalova, alt. 100-150 m, 11.12.1952, fr. (holo-, P; iso-, P, TAN).

AUTRE MATÉRIEL : OUEST : *Perrier 5895*, Tsingy du Bemaraha, bois rocailleux calcaires, arbuste de 3-4 m, juill. 1911, fl.; *Perrier 1551*, Ambongo, bois rocailleux, calcaires, arbre de 10-20 m, juill. 1903, fl.; *Perrier 17941*, calcaires éocènes près de Majunga, arbre de 10-15 m, mai 1927, fl., fr.; *Decary 15689*, Rés. Nat. 8, Namoroka, Dist. Soalala, 15.9.1940, jeunes fr.; *6278-RN*, Rés. Nat. 8, dans les rochers, 17.6.1954, n. vern. *voatangena*, fl.; *6132-RN*, Rés. Nat. 8, mars 1954, fr.; *18028-SF*, Antsingy, grand arbre, 9.7.1957, fl.

Neobeguea mahafaliensis Leroy, *sp. nov.*

Arbor mediocris v. parva v. arbuscula, 5-12 m alta, plerumque omnino glabra. Ramuli cortice griseo v. subrubro, sparse lenticellis instructi. Ramuli novelli pilis glandulosis minutissimis instructi. Folia adulta 12-20 cm longa, glaberrima, rachi petiolulisque interdum leviter pubescentibus, foliolis 10-18, sæpissime 14, 2-5 cm longis, 1-2 cm latis, ovatis, longe asymmetricis, basi obtusis, apice longe acuto-attenuatis, dentatis, dentibus inæqualibus, in sicco plus minusve uncinatis v. spinosis, hinc 7-13, hinc 1-3 nervis lateralibus utrinque tenuibus vix prominulis, ad apicem parum arcuatis, propter marginem obscure conjunctis, hinc 5-8, hinc 3-4, petiolulis gracilibus 1 cm longis raro brevissimis (2-3 mm). Inflorescentiæ



Pl. 2. — **Neobeguea leandriana : 1,** rameau stérile × 2/3; **2, 3,** fruits et graines × 2/3; **4,** graine × 2/3; **5,** coupe schématique d'une fleur apres retrait du périanthe et de la couronne staminale; **6, 7,** couronne staminale vue de l'intérieur et de l'extérieur; **8,** pétale; **9,** bourgeon végétatif terminal (1, 3, *Léandri 2127;* 2, 4, 9, *RN 6132*).

thyrsoideæ in ramulis novellis terminales, breves, 3-5 cm longæ, floribus in cymulas 3-floræ dispositis; bracteæ minutæ, oblongæ, sublineares, glabræ. Flores unisexuales, 3-4 mm longi, glabri, viridi-lutei; calyx minutus, fere 1 mm longus utrinque glaber v. subglaber; petala 4 subæqualia, cucullata, 3-4 mm longa, fere 2 mm lata, oblongo-elliptica, glabra, stamina 8; tubus stamineus 2-3 mm altus, in floribus ♂ urceolatus, profunde 8-lobatus, lobis truncatis concavis; antheræ 8, oblongæ, submucronulatæ, glabræ, inclusæ, 0,8 mm longæ. Discus in floribus ♂ valde crassus, in floribus ♀ obsoletus. Ovarium globoso-ovoideum, 2-3 mm longum, 3-loculare (raro 2- v. 4-loculare), in quoque loculo 4-ovulatum. Capsula trigona v. subglobosa, 2-3 cm diam., trivalvis (raro 2- v. 4-valvis). Semina matura in quoque loculo 2-4, superposita. — Pl. 3, 4, 7, 8, 10.

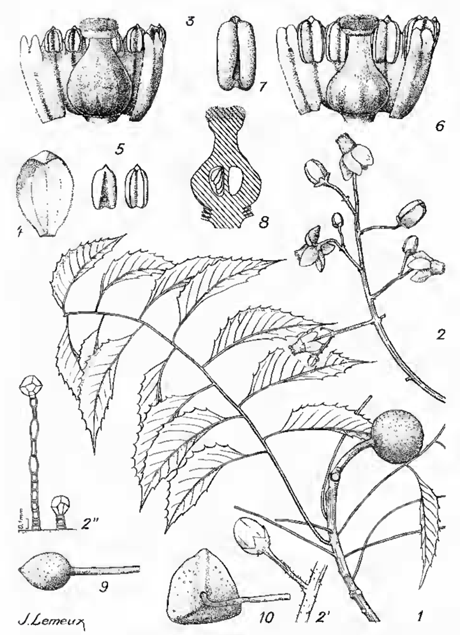
TYPE : *Humbert 20238* (fr., graines), lac Tsimanampetsotsa (côte sud-ouest); *handy* en mahafaly (holo-, P; iso-, P, TAN).

AUTRE MATÉRIEL : OUEST : *Humbert 2504*, delta du Fiherenana; *Humbert 20052* environs de Manombo (sud-ouest), forêt d'Isonto (sables roux), alt. 80-150 m; *Capuron 27935-SF*, route de Manombo, N du Fiherenana; *Leandri 2242, 4009; Bosser 15866; Decary 18206; Humbert 20226 ter, 20238; Perrier 19163*, lac Tsimanampetsotsa (sud-ouest); *Capuron 7185-SF*, Andoharano, Belo sur Tsiribihina; *Capuron 5908-SF, 5917-SF*, Kinlo, route de Tuléar-St Augustin; *Humbert 14388 bis; 10496-SF, 14282-SF, 4977-SF*, colline de la Table; *Capuron 1500-SF*, Tananarive-Tuléar; *Capuron 12259-SF*, Sakaraha-Tuléar; *Capuron 4276-SF*, Bevilany-Ranopito, Fort-Dauphin; *Capuron 4438-SF*, Namolory-Antanimory, Fort-Dauphin; *Bosser 4021*, Ifotaka (sud); *Capuron 28275-SF*, haut bassin de la Menarahaka, Est d'Ihosy; *Capuron 23530-SF; J. H. McWhirter 244*, bassin de la haute Menarahaka, d'Ihosy à Iakora, vers 700 m alt.; *Humbert 29533*, estuaire de l'Onilahy; *Capuron 10676-SF*, Amberery-Antsalova; *Capuron 6871-SF*, Menabe, forêt sur sables au NW de Besara, dist. d'Antsalova, *Capuron 3613-SF*, Ambovongidro, dist. de Soalala; *Pervillé 624*, Ambongo; *Capuron 18852-SF*, forêt d'Ambondro-Ampasy, canton d'Antonibe, dist. d'Analalava; *Capuron 9437-RN*, Analalava, dist. d'Amboasary; *Capuron 28313-SF*, Est d'Amboasary; *Capuron 11189-SF*, Ambondro-Morondava; *Capuron 3955-SF*, Misokitra-Befasy-Morondava; *Capuron 14870-SF*, Analavo-Morondava; *Capuron 7738-SF*, Sakave-Antanimora, Androy; *Decary 9341*, Beteny, gneiss à la limite NE de l'Androy; *Perrier 5887*, bois de la mer entre le Manambola et la Soahanina; *Peltier 1399*, sud d'Ambatoveve, dist. de Betioky; *Capuron 3847-SF*, Betsako-Ankasoabo; *Humbert 11295*, vallée du Mangoky et de l'Isakaina, environs de Beroroha; *Decary 9641*, Sianamaro ouest d'Ambovombe; *Perrier 5930*, Plateau Mahafaly; *Capuron 12661-SF*, Ambohilelaby-Tuléar; *Leandri 2242*, forêts côtières de Besaraha.

CAPURONIANTHUS Leroy **(8)**. — Arbres à feuillage persistant. Feuilles décussées, paripennées. Inflorescences en racèmes ou panicules axillaires. Fleurs unisexuées [1]. Calice à 4 lobes imbriqués. Pétales 4, généralement contortés. Tube staminal portant 8 anthères (ou anthérodes). Disque bien représenté dans les fleurs ♂. Ovaire 2-4-loculaire à 2 ovules bien développés par loge, et deux vestigiaux. Style très court, avec une tête stigmatique réduite. Fruit : capsule 2-4-valvaire, à 0-1-2 graines par valve; épicarpe indéhiscent, endocarpe septifrage. Graines non ailées, à tégument (sarcotesta) liégeux, superposées ou collatérales. Embryon exalbuminé, à cotylédons soudés, à radicule supère.

Genre composé de deux espèces, endémique à Madagascar, extrêmement isolé sur le plan morphologique, et ayant une aire bipolaire; on le

1. Les fleurs ♂ sont beaucoup plus nombreuses que les fleurs ♀ et, sur le plan morphologique, elles se distinguent à peine; simplement le disque est plus important, l'ovaire moins développé, et, bien entendu, les anthères fertiles.

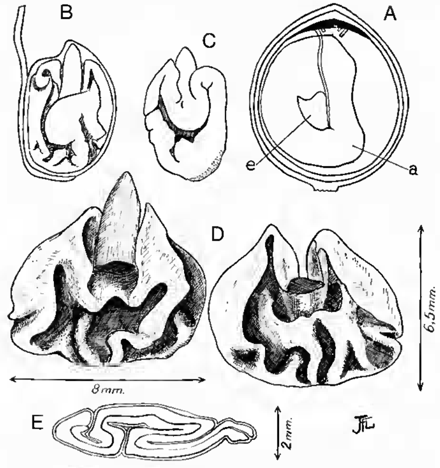


Pl. 3. — **Neobeguea mahafaliensis** : **1**, rameau avec fruit × 2/3; **2**, inflorescence × 2; **2'**, bouton floral en place × 6; **2''**, poils; **3**, fleur ♀? après retrait du périanthe × 12; **4**, **5**, pétale × 8 et anthères × 20; **6**, fleur ♂? après retrait du périanthe × 12; **7**, anthère × 20; **8**, coupe schématique du pistil × 12; **9**, **10**, fruit immature et fruit adulte × 2/3 (2, 8, *28275-SF*; 2', 2'', *11189-SF*; 9, 10, *2242-SF*).

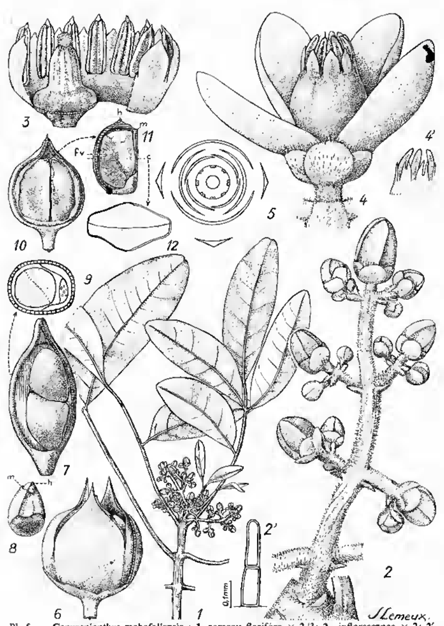
trouve d'une part dans les fourrés du Sud-Sud-Ouest (*C. mahafaliensis*. Pl. 5, 8, 10) d'autre part dans le Nord-Est autour de Vohémar (*C. vohemarensis*).

Capuronianthus vohemarensis Leroy, *sp. nov.*

Arbor mediocris v. excelsa (ad 20 m alta, 0,50 m-0,60 m in diametro), cortice squamata, ramis ramulisque robustis, glabris. Innovationes primum pubescentes deinde glabrescentes, postremo glabris; inflorescentiis in axillas foliorum inferiorum sæpe bracteiformium, caducorum, nascentibus. Folia adulta paripinnata 2-6-juga, petiolo 2-3 cm longo; foliola coriacea, opposita, oblonga, maxime inæqualia usque subdimidiata, apice acuta, basi hinc



Pl. 4. — **Neobeguea mahafaliensis**, étude du fruit : **A**, schéma d'une loge après retrait de 3 des 4 graines (noter l'ampleur de l'aile séminale a et l'emplacement de l'embryon e); **B**, **C**, embryon vu des côtés abaxial et adaxial; **D**, embryon partagé en deux et vu de l'intérieur; **E**, coupe schématique de l'embryon dans le tégument (*10676-SF*).



Pl. 5. — **Capuronianthus mahafaliensis** : **1,** rameau florifère × 2/3; **2,** inflorescence × 2; **2'** poils sur rameau; **3,** bouton floral après retrait du périanthe (fl. ♂?); **4,** fleur complète × 8; **4'** détail de la couronne staminale; **5,** diagramme de la fleur; **6,** fruit à 3 loges, après retrait partiel de l'épicarpe, déhiscence de l'endocarpe en 3 valves × 1; **7,** fruit avec graines en place dans une loge × 1; **8,** graine dont on voit le micropyle (m) et le hile (h); **9,** coupe dans le fruit 7 montrant les deux loges dont une vide; **10,** fruit avec graines en place × 1; **11,** graine en place, vue latéralement, sur laquelle ont été représentés les faisceaux vasculaires (f.v.); **12,** coupe dans la graine 11 (1-2', *8441-SF;* 3-5, *10687-SF;* 6-12, récoltes près Tuléar par F. Chauset).

acuta, illinc obtusa, 5-10 cm longa, 2-4 cm lata, petiolulo 0,5 cm longo, nervis secondariis hinc 11-12, illinc 7-8. Paniculæ elongatæ, foliorum adulti rhachim æquantes, ramosæ, longe pedunculatæ, bracteis brateolisque glabris, ciliolatis; panicularum cymæ adultæ subglabræ, 4-5-plo dichotomæ. Flores pedicello glabro, 1 mm longo; sepala 4 imbricata, glabra, ciliolata, 1 mm longa, 1 mm lata; petala, in æstivatione contorta, interdum imbricata, oblongo-elliptica, navicularia, apice rotundata, basi acuto-cuneata, glabra, disjuncta, 4 mm longa; tubus stamineus ovoideus glaber, 8-laciniatus, 3 mm longus, laciniis bifidis, longitudine 1/5 tubi æquantibus; antheræ 1 mm longæ, sessiles; gynophorum basi contractum, apice discoideum; ovarium 2-4-loculare, glabrum, basi latum, plus minusve conicum, stylo brevissimo, stigmate leviter peltato. Fructus oblongo-pyriformis, apice apiculatus, 4-5,5 cm altus, 2,5-3,5 cm in diam., non nisi ad apicem septifragus, endocarpio omnino septifrago, dissepimentis membranaceis, 2-8-spermus; calyx et pedunculus ad maturitatem fructus persistentes; semina angulosa, testa crassa, dura; embryo crassus, cotyledonibus oblongo-rotundatis, inæqualibus, conferruminotis, 1,8 cm longis, 1,2 cm latis, radicula inclusa. —Pl. 6, 10.

TYPE : *Capuron 27320-SF*, vestige de forêt entre Belinta et Ambatrabe, au NW de Vohémar, S de Mantialaka, 10-18.12.1966, fl. (holo-, P; iso-, P, TAN).

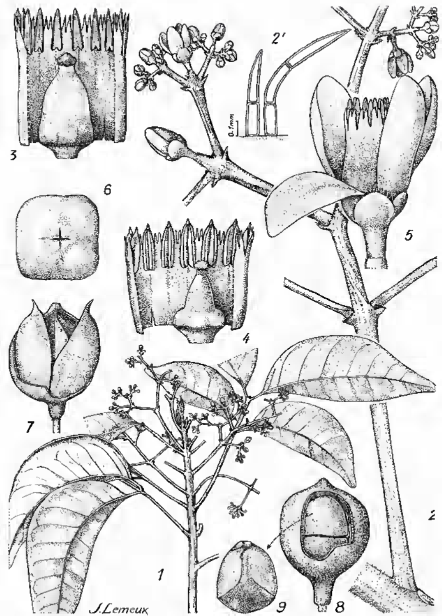
AUTRE MATÉRIEL : EST (N) : *Capuron 27258-SF*[1], pentes dominant le Lac Vert au S de Vohémar, 12.12.1966, fl.; *Capuron 27493-SF*, vestiges forestiers dominant la rive ouest du Lac Vert, 10.3.1967, fr.; *Capuron 27475-SF*, forêt littorale sur sables au S de Vohémar, 13.23.1967 (échantillons non vus). — OUEST (N) : *Capuron 24852 bis-SF*, vestiges de forêt entre Belinta et Ambatrabe, 14.10.1966, fr.; *Capuron 24508-SF*, forêt de Sahafary, bassin de la Saharenena, sur sables, 7.2.1966, fr.

La première récolte du *Capuronianthus* remonte à 1951, et ce n'est qu'en 1966 que cette deuxième espèce fut récoltée. Il est assez surprenant que de beaux arbres présents dans les vestiges forestiers bordant une route asphaltée aux environs de Tuléar et de Diégo-Suarez n'aient jamais été remarqués auparavant, mais l'événement vaut d'être noté, car il montre à quel point il est erroné de supposer presque terminé l'inventaire de la flore malgache. Les deux espèces sont des essences à bois très dur utilisé en charpenterie, à écorce odorifère bien connue en pharmacopée malgache.

Le *Capuronianthus vohemarensis* est très étroitement apparenté au *C. mahafaliensis* (Pl. 5) dont il semble se distinguer cependant par un ensemble de caractéres : l'inflorescence du *C. vohemarensis* est beaucoup plus développée (c'est une panicule de cymes souvent 4 fois dichotomisées, chez le *C. mahafaliensis* l'inflorescence est une panicule de cymes simples) le tube staminal est à dents généralement subdivisées une fois, le pédicelle est plus long, certaines parties de l'infloresence sont finement poilues, les feuilles sont plus grandes, et généralement aiguës au sommet, les fruits souvent 4-loculaires sont plus gros, et peuvent contenir parfois 7-8 graines. On peut aussi le considérer comme une simple sous-espèce. C'est un arbre de bonne taille à feuilles persistantes, à écorce platanoïde (Pl. 6) qui vit dans la partie la moins séche du domaine de l'Ouest. L'adaptation du *Capuronianthus* à la sécheresse ne semble pas avoir entraîné de profondes modifications morphologiques.

Le genre a été établi (8) d'aprés l'espèce du Sud, *C. mahafaliensis*,

1. Numéro illustré dans PENNINGTON & STYLES sous le nom de *C. mahafaliensis* Leroy.



Pl. 6. — **Capuronianthus vohemarensis** : **1,** rameau florifère × 2/3; **2,** inflorescence × 4; **2',** poil sur rameau; **3,** fleur ♀? androcée et gynécée × **12**; **4,** fleur ♂? androcée et gynécée × 12; **5,** fleur complète × 8; **6,** fruit vu du dessus (noter la déhiscence sommitale) × 2/3; **7,** fruit dont une partie du péricarpe a été retiré, on voit l'endocarpe déhiscent × 2/3; **8,** fruit, une loge est à 2 graines superposées × 2/3; **9,** graine × 1 (1, 2, 2', 5, *27320-SF*; 3-4, *27258-SF*; 6-7, *24508-SF*; 8-9, *27494-SF*).

laquelle est représentée dans les collections du Muséum par les numéros suivants : *Capuron 10687-SF*, Ranomainty-Androy, 16.9.1954, fl., *vazoa: Capuron 10850-SF*, route entre Ranomainty et Amboasary, Androy, 1.10.1954, fl.; *Capuron 8487-SF*, bush entre le Mandrare et Bevilany, environs du village de Ranomainty, 23.9.1953, fl.; *Capuron 11877-SF*, bassin de la Basse Menarandra, plateaux et vallons sur calcaires éocènes au N de Bevoalavo, f.; *Capuron 5855-SF*, P.K. 60 route Tuléar-Sakaraha, 10.11.1952, fr.; *35-R-191-SF*, route Tuléar-Tama, 55 km de Tuléar, 23.10.1951, f., *mantrake; Capuron 8441-SF*, forêt entre les P.K. 50-60, route Tuléar-Sakaraha, fl.; *Capuron 15469-SF*, Andranohinaly à 300 m alt., route Tulèar-Tananarive, sur calcaires éocènes, *vazoa* (antandroy, mahafaly), *tsifolahy* (bara), fr.

J'avais proposé de considérer le *Capuronianthus* comme le type d'une tribu spéciale : les *Capuronianthеæ*. PENNINGTON & STYLES, allant plus loin, ont élevé la tribu au rang de sous-famille : les *Capuronianthoideæ*. Il y a de solides arguments pour l'une ou l'autre option, mais je crois cependant que la création d'une sous-famille oblitère les liens qui me paraissent exister entre les *Xylocarpeæ* et le *Capuronianthus*, taxons que j'avais juxtaposés en élevant le second au rang de tribu, dans la sous-famille des *Carapoideæ* (= *Xylocarpoideæ*). PENNINGTON & STYLES, tout en reconnaissant ces liens, considèrent que les *Xylocarpeæ* sont plus proches des *Swietenieæ* que du *Capuronianthus:* affaire plutôt subjective que, sans doute, il est prématuré de vouloir résoudre.

Dans la fondation de leur sous-famille des *Capuronianthoideæ*, PENNINGTON & STYLES mettent en avant plusieurs caractères différentiels pour établir la coupure entre le *Capuronianthus* et les *Swietenioideæ* où ils placent les *Xylocarpeæ:*

1) Chez le *Capuronianthus* les bourgeons seraient nus (buds naked) alors qu'ils sont protégés par des écailles chez le *Carapa*, le *Xylocarpus* et toutes les *Swietenioideæ*. Je ne crois pas que ce caractère ait quelque poids au niveau des sous-familles. A la vérité, nous le verrons, ce sont les mécanismes de développement qui sont absolument différents. Aucune coupure essentielle entre les deux types de bourgeons.

2) La décussation des feuilles. — C'est peut-être, comme le pensent PENNINGTON & STYLES, un caractère taxonomique majeur : on ne la retrouve en effet nulle part dans les *Swietenieæ*, ni dans les *Xylocarpeæ*. Il sera reconsidéré plus loin.

3) Le style faiblement capité, alors qu'il est discoïde dans les *Swietenieæ* et les *Xylocarpeæ*. Ce caractère aussi est important et bien établi, mais il est cependant assez variable à l'intérieur même des *Swietenioideæ*, où le *Chukrasia* est à style capité, parfois même à l'intérieur d'un même genre (*Lovoa*).

4) Les loges à 2 ovules normaux et à 1-2 ovules vestigiaux, alors qu'elles sont multi-ovulées chez les *Swietenieæ* et les *Xylocarpeæ;* les *Melioideæ* (déhiscence loculicide ou fruits indéhiscents, loges 2-ovulées) étant écartées.

En fait, le *Xylocarpus* avec son ovaire 4-loculaire à loges ± 4-ovulées est exactement du même type que le *Capuronianthus* où l'ovaire est 2-4-loculaire à loges ancestralement 4-ovulées. — Pl. 8.

5) La superposition des ovules qui sont 2-sériés chez les *Swietenieæ* et les *Xylocarpeæ*. Il n'est pas exact qu'ils soient superposés. En fait il n'y a, à cet égard, aucune différence essentielle : les ovules chez le *Capuronianthus*, comme chez les *Swietenieæ* et les *Xylocarpeæ* sont 2-sériés; les graines sont superposées ou collatérales.

En résumé, le *Capuronianthus* est à fruits capsulaires à *déhiscence septifrage partielle, à columelle mince, à graines liègeuses, non-ailées, exalbuminées:* autant de caractères des *Xylocarpeæ* (un seul étant partagé par les *Swietenieæ* : la déhiscence septifrage). De plus, les *Swietenieæ*, soit 9 genres, sont intégralement composées d'espèces à feuillage caduc. Le *Capuronianthus*, comme les *Xylocarpeæ*, est à feuillage persistant : caractère lié à l'adaptation et aux mécanismes de développement. Il n'y a peut-être, en fin de compte, qu'un caractère essentiel séparant le *Capuronianthus* des *Xylocarpeæ:* la décussation des feuilles.

Quel que soit le degré d'incertitude attaché aux hypothèses classificatoires — et j'ai reconnu que la mienne était assez hardie — je retiendrai ici l'apparentement certain des deux groupes : *Capuronientheæ* ou *Capuronianthoideæ* d'une part, *Xylocarpeæ* d'autre part.

XYLDCARPUS Koen. — Arbres à feuillage persistant. Feuilles paripennées. Inflorescences en thyrses terminaux. Fleurs unisexuées. Calice gamosépale 4-lobé. Pétales 4. Tube staminal portant 8 anthères ou anthérodes. Disque important. Ovaire 4-loculaire à 3-4 ovules par loge. Style à tête discoïde. Fruit : capsule septifrage, s'ouvrant en 4 valves, à columelle trés mince. Graines 2-4 par loge, grandes, liégeuses, non-ailées, exalbuminées. Embryon à cotylédons fusionnés. — Pl. 7, 8.

Genre dont les deux espèces, *X. obovata* et *X. granatum*, présentes à Madagascar, habitent les mangroves de l'Océan Indien.

CARAPA Aublet — Très grands arbres à feuillage persistant, à feuilles paripennées, de l'Afrique et de l'Amérique tropicales. Le genre de 2-3 espèces se distingue du *Xylocarpus* notamment par les grandes feuilles à 6-12 paires de folioles, le calice à 4-5 sépales imbriqués, l'ovaire à 3-8 ovules par loge, les graines à tégument ligneux, les adaptations (aucune espèce de mangrove), la distribution géographique (atlantique). — Pl. 7, 8.

II. — MÉCANISMES DE DÉVELOPPEMENT DANS LES GENRES *CARAPA, XYLOCARPUS, CAPURONIANTHUS, KHAYA, NEOBEGUEA*

Pour Pennington & Styles, tous ces genres, à l'exception du dernier, sont strictement à inflorescences axillaires : racèmes ou panicules chez le *Capuronianthus*, thyrses chez le *Carapa*, le *Xylocarpus*, le *Khaya*. Le *Neobeguea* est à groupes de thyrses terminaux ou sur de courtes pousses latérales.

Ces résultats, consignés dans une étude par ailleurs magistrale, sont particulièrement révélateurs des immenses dangers de l'empirisme, prôné et pratiqué cependant pour ses vertus d'objectivité.

CARAPA : voici quelques appréciations : Panicules axillaires (Bentham & Hooker, 1867). Panicules axillaires cymeuses (Oliver, 1868). Inflorescences axillaires ou terminales (Baillon, 1874). Inflorescences axillaires en très grandes panicules apparaissant au sommet des rameaux (Staner & Gilbert, 1958). Fleurs... en thyrses axillaires très ramifiés multiflores (Pennington & Styles, 1975).

D'après l'examen empirique, les inflorescences du *Carapa* apparaissent en effet le plus souvent comme axillaires. Elles sont rassemblées, chacune à l'aisselle d'une bractée, au sommet des branches, lesquelles se terminent par un bouquet de bractées serré formant bourgeon. En fait ce bourgeon terminal n'est que l'extrémité bloquée de la grande inflorescence.

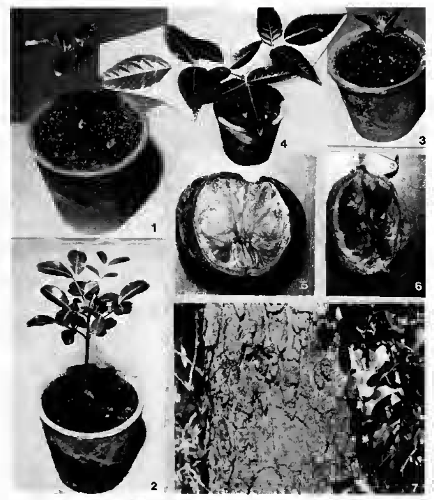
En classant le *Carapa guianensis* Aublet sous leur « modèle de Scarrone », F. Hallé & Oldeman ont eu raison : « le tronc est un monopode à croissance rythmique — ce qui confère aux branches une disposition verticillée ou subverticillée. Les branches sont orthotropes à structure sympodiale. La floraison est apicale sur les éléments constitutifs de ces sympodes » (4).

XYLOCARPUS : l'axe en fleur est, pour l'observation empirique, terminé par un bourgeon d'écailles au-dessous duquel se trouvent d'un côté une feuille adulte, de l'autre l'inflorescence. Dans cette organisation inhabituelle, on note d'une part qu'il n'y a qu'un seul bourgeon, alors que l'on est en droit d'en trouver deux : le bourgeon terminal et le bourgeon axillaire; on note d'autre part que l'inflorescence n'est sous-tendue par aucune bractée. Deux interprétations sont possibles :

1) l'inflorescence est extra-axillaire, par suite d'une croissance différentielle. Dans ce cas, et en contradiction avec les faits observés, la feuille-bractée supposée devrait être dépourvue de bourgeon axillaire, ce qui n'est pas le cas. De plus, on n'explique pas l'absence de bourgeon axillaire au niveau de la feuille supérieure.

2) l'inflorescence est terminale; le bourgeon apparemment terminal est axillaire, axillé par la dernière feuille formée avant l'inflorescence. C'est, de toute évidence, la bonne interprétation. Elle est d'ailleurs pleinement satisfaisante pour la cohérence de l'esprit puisque le *Xylocarpus* est à coup sûr un genre apparenté au *Carapa* (tribu des *Carapeæ* ou *Xylocarpeæ.)* Sans avoir fait d'observations sur le terrain, on peut penser que le *Xylocarpus* est constitué comme le *Carapa:* tronc monopode (?), branches sympodes (orthotropes?).

CAPURONIANTHUS : c'est un arbre pouvant atteindre 20-25 m à tronc et à branches monopodiaux, à inflorescences typiquement axillaires, donc, à cet égard, parfaitement distinct des *Xylocarpeæ*. Au moment de la floraison, il porte deux types de pousses. Immédiatement avant le débourre-



Pl. 7. — **Capuronianthus mahafaliensis** Leroy (cliché du 31.1.1959) : **1**, plantule obtenue de graine récoltée le 15 mars 1955 et mise en germination en décembre 1958; germination cryptocotylaire, les 2 premières feuilles sont composées, paripennées, le pot a 8 cm de diamètre; tige épicotylée nue de 4,5 cm de longueur (*11877-SF*); **2**, le même individu le 17 juin 1959 : il porte 8 feuilles, il en portera 13 en janvier 1960, 15 en avril. — **Neobeguea mahafaliensis** Leroy (cliché du 31.1.1959) : **3**, plantule issue d'une graine récoltée le 11 août 1954, conservée en collection et mise en germination en décembre 1958; germination phanérocotylaire (cotylédons suborbiculaires, entiers; hypocotyle de 1,5 cm de longueur), les premières feuilles formées sont simples (le pot a 6 cm de diamètre) (*10676-SF*); **4**, le même individu le 17 juin 1959 : 4 feuilles composées-imparipennées ont été produites après 3 feuilles simples (divergence 2/5). — **Xylocarpus granatum** (*8088*, carpologie, P) : **5**, fruit de 7 cm de diamètre. — **Carapa procera** (*Heudelot 749*) : **6**, fruit long de 8 cm (explication Pl. 8). — **Capuronianthus mahafaliensis** : **7**, écorce et feuilles, en forêt xérophile, près de la route d'Enjamala, à 65 km de Tuléar, dans le site du *Paracoffea humbertii*, mai 1962).

ment, les rameaux extrêmes portent quelques paires de feuilles chacune avec son bourgeon axillaire, et se terminent par un bourgeon au repos (*naked bud* de PENNINGTON & STYLES). Au réveil, le bourgeon terminal va former, à la base, des axes inflorescentiels axillaires, lesquels peuvent être axillés par des feuilles réduites, des feuilles-écailles ou des feuilles normales. Au-delà, le développement végétatif se poursuit jusqu'au blocage par le bourgeon dormant. La pousse ayant procédé du développement du bourgeon terminal est donc porteuse d'inflorescences latérales à la base et des jeunes feuilles, elle est *hétérogène*. Le développement s'est fait dans la continuité au cours d'une même période, elle est *homochrone ;* le résultat est la production d'une pousse que je désignerai comme *indéfinie, hétérogène et homochrone*.

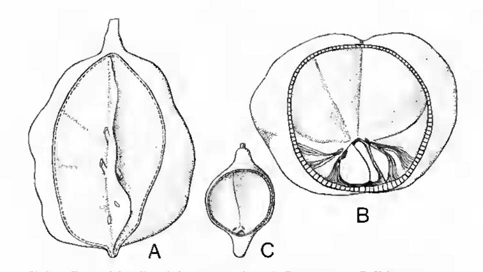
De même, les bourgeons axillaires des feuilles anciennes peuvent entrer en activité : les pousses qu'ils donnent sont généralement réduites, sans feuilles, portant simplement les axes inflorescentiels axillés par des bractées-écailles. Pousses théoriquement semblables aux précédentes, homochrones, mais très courtes, *pratiquement* (définies?) *homogènes* (entièrement génératives).

Dans tous les cas, le développement est rigoureusement monopodial, et le caractère essentiel pour définir le taxon est ce caractère, absolu sur le plan théorique.

KHAYA : F. HALLÉ & OLDEMAN ont classé le *Khaya ivorensis* A. Chev. dans leur « modèle de RAUH » ; le tronc est un monopode dont la croissance rythmique confère aux branches une disposition verticillée ou subverticillée. Les branches sont orthotropes, donc morphologiquement identiques au tronc. Chaque branche est un monopode dont la croissance rythmique confère aux branches latérales qu'elle porte une disposition verticillée ou subverticillée. La floraison est toujours latérale. Le genre voisin *Swietenia*, l'Acajou d'Amérique, est du même type. De même aussi le genre africain *Entandrophragma*.

NEOBEGUEA : l'intérêt tout particulier présenté par ce genre tient à deux raisons : en premier lieu, la diversité des mécanismes à l'intérieur du genre, en rapport avec la taxogenèse. En second lieu, l'étroit apparentement au *Khaya*, lequel présente un mécanisme de développement inconnu chez le *Neobeguea*. En d'autres termes, nous nous trouvons avec certitude devant un *ensemble* de mécanismes *dérivant d'un seul et unique mécanisme* originel.

Le *N. mahafaliensis*, espèce assez répandue dans le Sud et le Sud-Ouest de Madagascar, est richement représenté dans les collections du Muséum. L'analyse extrêmement fine des rameaux m'a révélé que ceux-ci sont composés d'éléments assimilables à ce que j'ai appelé ailleurs (1968, 1972) *articles* ou *unités de développement :* chaque pousse nouvelle, qu'elle soit végétative ou végétative-générative, est généralement issue d'un bourgeon axillaire proche du bourgeon terminal, celui-ci avortant. Toute pousse est généralement *définie*. Toute pousse homochrone (formée continûment



Pl. 8. — Fruits adultes disposés le sommet en bas : A, **Carapa procera**; B, **Xylocarpus granatum**; C, **Capuronianthus mahafaliensis**. A et B, schémas respectifs des photos 6 et 5 (Pl. 7). — En A, fruit à 5 loges et 15 graines; 2 loges ont été ouvertes, l'une à 1 graine, l'autre à 4 graines, lesquelles ont été retirées. Fruit oblong à graines superposées. — En B, fruit à 4 loges de 4 graines chacune : on voit les 4 attaches placentaires sur le bord de la fenêtre interloculaire. Fruit arrondi à graines plus ou moins collatérales. — En C, fruit (long de 3,5 cm) à 2 loges contenant 2 graines collatérales chacune (elles pourraient être aussi bien superposées); on voit 2 attaches placentaires près de la fenêtre interloculaire.

au cours d'une même phase de développement) est *hétérogène* (végétative-générative) ou *homogène* (végétative ou générative par accélération ontogénétique). Le développement est *sympodial exclusif.*

Je ne sais si le *N. ankaranensis* est à développement sympodial exclusif, mais il présente au moins un développement sympodial en rapport avec la floraison. Les pousses en sont hétérogènes.

Chez le *N. leandriana* le mécanisme est original : les pousses homochrones sont exclusivement homogènes, donc le méristème génératif se spécialise d'emblée, mais elles peuvent être terminales. Il y a donc un développement sympodial en rapport avec la floraison, ou partiellement monopodial.

III. — ÉCOLOGIE

Avec ses 3 espèces, le *Neobeguea* couvre une aire coïncidant avec la Région occidentale de Madagascar dont il est un élément caractéristique. Arbre à feuillage caduc, comme le *Khaya*, il est étroitement adapté à cette région classiquement divisée en deux Domaines, Domaine de l'Ouest et Domaine du Sud (Humbert, 1955) où, comme on sait, le facteur limitant est l'humidité. La saison sèche y dure 6-7 mois au moins, de mai à novembre, pendant lesquels il ne tombe que quelques millimètres de pluie chaque fois, à moins qu'elle ne soit absolue, ce qui est la règle dans le sud. La

pluviométrie annuelle peut atteindre 1900 mm á Analalava entre le Sambirano et Majunga, mais elle descend au-dessous de 1000 mm à Diégo-Suarez, 500 mm dans le Sud. MORAT (1974) y distingue deux bioclimats ; le type *subhumide chaud* des secteurs Nord et de l'Ambongo-Boïna et du Secteur de l'Ouest-moyen au-dessus de la Tsiribihina, d'une part, d'autre part le type *semi-aride* de la Tsiribihina au Cap Sainte Marie (**14**). La flore subsistante, marquée par une grande originalité de composition et de végétation, s'y différencie en fonction de la latitude et surtout de la nature des sols. Les savanes mises á part, ce qui représente 80 % de la superficie totale, les formations forestières y constituent du Nord au Sud une petite bande extrêmement morcelée, souvent proche de la côte et donc de faible altitude et sur sols sableux ou occupant les vastes étendues calcaires à faciés karstique ; Forêts denses sèches du Domaine de l'Ouest, Fourrés xérophiles du Sud (KOECHLIN, GUILLAUMET & MORAT, 1975) (**6**). L'un des traits les plus frappants de cette flore occidentale est précisément en rapport avec l'importance des substrats karstiques, Plateau Mahafaly (Nummulitique), Tsingy du Bemaraha, Kelifely, Ankarana de Diégo-Suarez (Jurassique) oú la sécheresse varie selon l'épaisseur du sol. Aprés PERRIER DE LA BÂTHIE, les auteurs ont rappelé que la végétation y fleurit souvent au cours de la saison sèche au sein des forêts presque entiérement défeuillées, ce curieux phénomène offert par le *Dalbergia* et le *Pachypodium* entre autres, l'est aussi par le *Neobeguea* mais selon un mécanisme extrêmement intéressant dont j'ai tenté d'amorcer l'analyse dans la perspective d'une ouverture sur la compréhension des modes d'évolution.

Le *Neobeguea mahafaliensis* est un arbuste, un petit arbre ou un arbre ne dépassant guére ordinairement 10-12 m. Il affectionne le calcaire, mais on le trouve aussi sur gneiss, et sur les sables côtiers : Androy et Plateau Mahafaly au Sud, fourrés de la région de Tuléar, forêts depuis le Mangoky jusqu'à Morondava et au-delá de la Tsiribihina. Deux stations dont une vers 7-800 m en sont connues près d'Ihosy. Une forme particulière (qui pourrait être un hybride fixé *mahafaliensis* × *leandriana*) est incluse dans l'aire du *N. leandriana* vers Majunga et au-dessous du Sambirano vers Analalava. Dans son aire, le *N. mahafaliensis* fleurit de mai á novembre, pendant toute la saison séche. Les bourgeons terminaux et axillaires des branches débourrent á tout moment á partir de mai, alors que les arbres sont entiérement nus, et reconnaissables seulement à leur port, à leurs branches courtes et tortueuses, à leur écorce platanoïde se détachant par plaques et laissant des cicatrices (ressemblant à des piéces d'un puzzle, selon l'excellente image de CAPURON). Les pousses nouvelles sont constituées de deux parties : à la base, l'axe est végétatif et porteur d'un certain nombre de feuilles, chacune axillant un bourgeon au repos; au-dessus l'axe est génératif ; la feuille fait place à la bractée-écaille et dans chaque aisselle une ramification d'inflorescence se développe ou avorte, l'axe principal se termine par une fleur. L'ensemble de l'inflorescence est une petite panicule terminant une pousse végétative et formée au cours du développement de celle-ci, sans discontinuité de développement.

Une telle pousse nouvelle est ce que j'ai appelé (1967) une pousse

homochrone : elle se construit en un seul temps et porte fleurs et feuilles. Si cet événement survient en mai ou juin, au plus fort de la grande sècheresse, l'arbre chargé de son feuillage prend un caractère insolite en disharmonie par rapport au climat. En fait, le *N. mahafaliensis* présente une adaptation remarquable du tronc à la sécheresse : d'une part, et c'est là un caractère générique, l'assise subéro-phellodermique y fonctionne activement pour produire une carapace corticale se renouvelant par plaques; d'autre part, le tronc a la capacité de se renfler à la base et d'accumuler des réserves hydriques. Les malgaches utilisent d'ailleurs ces réserves à des fins médicinales. Ce caractère que j'ai observé dans la nature en 1970, est un caractère génétiquement fixé dont j'avais noté l'existence sur plantule obtenue par germination en serre dès 1960.

Le *N. ankaranensis* est généralement un arbre médiocre, mais, d'après CAPURON, dans de bonnes conditions, il peut, avec un fût droit, dépasser 25 m et 0,80 m de diamètre. Il est strictement localisé — d'après les données dont on dispose — dans la région de Diégo-Suarez, pentes calcaires de la Montagne des Français, causses de l'Ankarana, sables de Sahafary. La plante fleurit plus classiquement en octobre-novembre, à la fin de la saison sèche. De belles pousses homochrones comparables à celles du *N. mahafaliensis* sont alors formées, mais avec de grandes feuilles pouvant atteindre 30-40 cm de long. L'inflorescence est une grande panicule très ramifiée, beaucoup plus développée que celle du *N. mahafaliensis*. Les fruits arrivent à maturité au cours de la saison sèche. Ici la correspondance est réalisée entre saison sèche et chute des feuilles : le phénocycle est parfaitement inséré dans son cadre.

Avec le *N. leandriana*, c'est à un tout autre système que nous avons affaire : l'arbre a « découvert » le mécanisme monopodial en rapport avec la floraison axillaire, mais selon une modalité différente de celle du *Khaya*. Le développement végétatif et le développement génératif sont libérés l'un par rapport à l'autre, mais feuilles et inflorescences ne relèvent pas d'une même pousse homochrone. L'inflorescence est produite par un bourgeon axillaire strictement génératif, mais sur du bois de la précédente saison, ou plus ancien. L'axe feuillé procède d'un bourgeon terminal ou axillaire au repos depuis la ou une précédente saison. Ainsi, les inflorescences apparaissent en mai-juin-juillet sur des arbres dépouillés, au cœur de la saison sèche, sans doute à la faveur de quelque pluie. Quand vient la saison des pluies, l'arbre, porteur de fruits déjà gros, se pare de son feuillage. Le bourgeon terminal des axes longs peut rester végétatif pendant plusieurs saisons, mais il est appelé à se transformer un jour : le développement monopodial n'est que partiel. Quand survient la sécheresse, les feuilles tombent, le bourgeon terminal entre en repos à l'état végétatif ou à l'état génératif, à l'abri de plusieurs cycles d'écailles; on peut penser que les bourgeons axillaires au repos eux aussi sont alors encore indifférenciés ou déjà différenciés en bourgeons génératifs. Deux phénomènes interviennent : il y a 1) rupture de la continuité du processus de développement à l'arrivée de la saison sèche, 2) déplacement de l'équilibre hormonal déterminant les différenciations méristématiques.

Le *N. leandriana* semble inféodé aux substrats calcaires : reliefs karstiques de l'Antsingy du Bemaraha et du Kelifely, calcaires éocènes de l'Ambongo et du Sud de Majunga. C'est parfois un bel arbre atteignant 20 m, toujours reconnaissable, comme les autres espèces, à son écorce platanoïde. Le mode de développement qui lui est propre, s'exprime par la dissociation des mécanismes producteurs de feuilles d'une part, de fleurs d'autre part, conférant ainsi à la plante une très grande souplesse d'adaptation au milieu et aussi une capacité plus grande de développement.

On peut penser que les conditions dures du milieu ne sont pas étrangères à la sélection de ce type de comportement marqué par un rééquilibrage hormonal du déterminisme sexuel.

Les *Khaya* sont des arbres héliophiles des forêts denses sempervirentes ou semi-décidues, des forêts claires et des galeries forestières (dans les savanes soudaniennes). Le *K. ivorensis* ou Acajou de Bassam vit dans les forêts denses de la basse Côte d'Ivoire. Le *K. madagascariensis*, extrêmement voisin morphologiquement du *K. senegalensis* habite la forêt ombrophile de la Grande Comore et de la côte orientale de Madagascar, les forêts d'alluvions de la Mahavavy, du Sambirano, pénétrant fort loin dans l'Ouest, le long des berges des fleuves jusqu'au Sud de Majunga, dans le Boïna. Comme les espèces africaines — auxquelles il pourrait être rattaché — c'est un arbre à feuillage caduc : il peut atteindre 30 m et 1,50 m de diamètre. Sa floraison prend place en saison sèche, en septembre, ou, dans la forêt humide, au début de la saison des pluies : la pousse étant homochrone, l'arbre se couvre alors de feuilles.

Il n'y a pas de genre taxonomiquement plus proche du *Khaya* que ne l'est le *Neobeguea*, mais ce sont cependant deux taxons bien différents sous deux aspects. D'une part, leurs besoins écologiques et leurs aires géographiques ne coïncident pas, le *Neobeguea* étant une plante strictement caractéristique des formations xérophiles de l'Ouest et du Sud. D'autre part, ils ne se situent pas sur le même niveau, ni dans la même orientation évolutionnels. Nous nous trouvons devant un trés bel et indiscutable ensemble naturel africano-malgache dont la taxogenèse soumise à des pressions différentes a divergé. Dans ce cas on passerait du sympode au monopode, au moins relativement aux rameaux.

Le *Capuronianthus mahafaliensis* est un bel arbre à feuillage persistant, pouvant atteindre 20-25 m. On le trouve exclusivement dans le domaine de l'Ouest : Androy (jusqu'à 60 km de la côte et 300 m d'altitude), Bassin de la Basse Menarandra (Plateaux et vallons sur calcaires éocènes), et dans le secteur Nord, au Nord et au Sud de Vohémar, dans la forêt côtière sur sables et dans la forêt de Sahafary également sur sables. Il fleurit en septembre-octobre-novembre-décembre, et mûrit ses fruits au cours de l'année.

Élément des forêts côtières ou subcôtières sur sables, inconnu à l'Est et au Centre, le *Capuronianthus* a des exigences écologiques qui rappellent à bien des égards celles du *Xylocarpus*. A Madagascar le *X. obovatus* est une essence de la mangrove : côte Est, côte Ouest. C'est d'après PERRIER DE LA BÂTHIE une espèce commune dans la mangrove, les individus isolés

croissent au bord des cours d'eau où la marée remonte. Le *X. granatum* est beaucoup plus rare; on le trouve à la limite extrême de la mangrove là où les eaux saumâtres ne parviennent pas. D'après PERRIER, c'est une essence plutôt calciphile que halophile. Le *Carapa* n'existe pas à Madagascar : le genre est composé d'une espèce africaine (*C. procera*) et une américaine (*C. guianensis*) et peut-être une ou deux autres espèces américaines. Le *Carapa procera* est, d'après AUBRÉVILLE (1), un arbre des galeries forestières et des parties fraîches de la zone soudanienne, abondant sur les lisières septentrionales de la forêt dense, en Afrique occidentale et centrale, jusqu'en Angola; on le trouve aussi, assez curieusement, sur les montagnes de Man et du Nimba. La floraison en est plutôt erratique : de juillet à octobre, mais aussi de décembre à mai, la fructification principale étant de novembre à mars.

Le *C. guianensis* est parfois un très grand arbre qui peut atteindre 40 ou 50 m, avec des contreforts. On le trouve dans les deltas et dans les plaines inondées de l'Amazonie, du Vénézuela et en Guyane, parfois en peuplements presque purs. Il fleurit en juin et requiert une année pour mûrir ses fruits.

Il est probable que le *Xylocarpus* a eu pour souche un genre voisin du *Carapa*, dont l'adaptation écologique est assez large.

IV. — HYPOTHÈSES SUR L'ÉVOLUTION

Mes recherches sur les Caféiers, commencées en 1961, ont abouti, en 1967, à l'établissement d'une classification fondée sur le principe syncrétique (9). Elles m'ont amené à regrouper les espèces d'après les mécanismes ontogénétiques : d'un côté *Coffea*, *Psilanthus*, *Psilanthopsis;* de l'autre côté *Paracoffea*, accordant à chacun de ces taxons le rang générique[1]. C'est en m'appuyant sur le principe syncrétique que j'ai émis l'hypothèse d'une évolution selon laquelle le *Coffea* (comme le *Psilanthus* et le *Psilanthopsis*) serait issu de plantes à fonctionnement sympodial du type *Paracoffea* (**9**, **11**). Dans le même esprit, j'ai conçu une « loi de corrélation de croissance » qui met en évidence un principe d'unité, un lien, entre les caractères apparemment « en mosaïque ». C'est aussi au cours de ces travaux (1968, 1972) que j'ai élaboré la notion d'*unité de développement* ou *article* ou *métamère*, rejoignant ainsi les orientations de M.-F. PRÉVOST, qui, simultanément, mais indépendamment (1967) proposait dans le même sens le terme d'*article*, dans son étude des Apocynacées (16). Au même moment aussi (3), F. HALLÉ & R. MARTIN, dans leur étude sur la croissance de l'*Hevea* (1968), avançaient en lui donnant un sens différent, mais apparenté, le terme d'*unité de morphogenèse*, celle-ci étant l'homologue, dans le mécanisme monopodial, de l'article dans le mécanisme sympodial.

1. Il peut sembler préférable de réunir tous ces genres comme sous-genres dans le seul genre *Coffea*.

F. Hallé & Oldeman (1970) **(4)** ont exprimé clairement[1] le rapport phylogénétique qu'il paraît y avoir entre l'axe articulé et l'axe monopodial, et ils ont eu le mérite de donner à ce rapport une signification générale : ce que j'avais développé, de mon côté (1961-1968) sur le cas particulier des Caféiers — où la notion d'*unité de morphogenèse* ne peut être appliquée — en montrant comment on passait du rameau articulé au rameau monopodial. Dans mon hypothèse, le méristème végétatif terminal, dans le mécanisme monopodial, resterait toujours en deçà du niveau qualitatif où il serait à même d'édifier l'inflorescence (en d'autres termes le changement du végétatif en génératif est réprimé;) niveau qui serait atteint, par accélération (absence de répression) par les méristèmes latéraux. Chez le *Paracoffea*, l'accélération (absence de répression) générative porterait généralement sur un méristème terminal, lequel réussit, plus ou moins bien — d'où la production d'épicalices — mais réussit toujours à constituer une inflorescence.

Dès 1949, l'un des plus éminents botanistes de notre époque, E. J. H. Corner **(2)**, attirait l'attention sur l'architecture des arbres tropicaux, et ses ouvrages entre 1949 et 1966 (The Durian Theory or the Origin of the Modern Tree, Wayside Trees of Malaya, The Life of Plants, etc.) ont eu la plus grande influence sur l'orientation des recherches contemporaines. Pour ce Maître, qui a eu quelques-unes des plus brillantes intuitions sur l'évolution « les ancêtres des plantes à fleurs modernes devaient avoir été des arbres tropicaux de hauteur faible ou moyenne, à branches rares et sympodiales..., ces arbres devaient se reproduire par de grosses graines arillées, nées de follicules rouges, massifs, succédant à des fleurs ou inflorescences terminales ».

Disciples de Corner, et prenant son œuvre pour base, F. Hallé & Oldeman ont admis la vision cornérienne de l'évolution phylogénétique où la plante primitive est un arbre massif, de faible hauteur, monocaule, à floraison terminale.

Cette première « approche », quant à l'origine des arbres, n'est certainement pas sans valeur; j'en retiens notamment que la notion de sympode et de floraison terminale y a une grande place.

La réflexion à laquelle je me suis livré **(12)** [2], sur l'évolution des mécanismes ontogénétiques m'a amené à formuler l'hypothèse que les « Angiospermes ancestrales devaient être des plantes ligneuses de faible gabarit, à développement sympodial dont seraient issues d'une part la masse des espèces herbacées et buissonnantes où prédominent largement les mécanismes sympodiaux et où les systèmes d'adaptation sont innombrables, d'autre part le lot réduit des espèces ligneuses géantes où l'anthosphère peut se trouver portée jusqu'à 50-100 m au-dessus du sol, grâce aux mécanismes monopodiaux ».

1. Leur figure 76 est cependant fautive en ce qu'elle ne montre pas que c'est toute l'inflorescence représentée dans le fonctionnement défini qui devient latérale dans l'unité de morphogenèse. En outre, celle-ci devrait être raccourcie de toute la longueur de l'inflorescence de l'article.

2. J'ignorais alors les travaux de Stebbins.

En effet, s'il s'avère que les plantes ancestrales ont été à développement sympodial, on est amené à considérer que les très grands arbres strictement à développement monopodial, représentent plutôt un accroissement d'évolution. Ce qui entraîne cette conséquence que la forêt dense humide des régions tropicales, peuplée pour une bonne part d'arbres géants, ne serait pas le berceau des Angiospermes. Hypothèse formulée, pour d'autres raisons, par STEBBINS, dès 1965, et reprise par cet auteur récemment (1974) (**17**). Pour STEBBINS, les Angiospermes primitives étaient des plantes ligneuses de faible taille, à ramifications fines et capables de fleurir au bout de quelques années après la germination, et habitant non pas les Tropiques, mais des pays à climat constrasté-chaud de type méditerranéen.

En poussant plus loin ma conception, on en vient à poser que l'ancêtre des Angiospermes a pu être, non pas un arbre massif, mais une petite plante ligneuse hapaxanthe, à branches hapaxanthes (sans possibilité de ramification véritable, monopodiale). Que penser alors de l'arbre massif et court dont parle CORNER? On peut admettre aisément que la plante ligneuse originelle ait augmenté sa taille jusqu'à donner un type extrême, mais qu'à partir de cet arbre ayant tous les traits d'une fin de phylum, « modèle de HOLTTUM » dans la nomenclature de F. HALLÉ & OLDERMAN, ait pu se produire la mutation qualitative de la sympodisation, je ne suis guère enclin à l'admettre. Il me semble raisonnable de faire l'économie de ce type archaïque en tant qu'élément de séquences conduisant aux types modernes.

Pour F. HALLÉ & OLDEMAN, cependant, ce serait la miniaturisation du « modèle de HOLTTUM » qui aurait conduit à l'émergence de la monopodisation et du « modèle de CORNER ». Le « modèle de CORNER » me semble beaucoup plus sûrement un « modèle » de niveau d'évolution élevé, un « modèle » pseudo-archaïque produit par évolution de types sympodiaux, ce que j'ai tenté de montrer chez les Rubiacées (**12**).

Quoi qu'il en soit, me plaçant à mi-chemin entre CORNER et STEBBINS, je crois que le berceau des Angiospermes primitives, plantes ligneuses de faible taille, arbustes ou buissons, a dû être, non pas nécessairement la forêt dense humide, mais les régions tropicales au sens large. Le climat y est de loin le plus diversifié du Globe et y présente dans l'espace, et pour le moins, l'équivalent des contrastes dans la succession des systèmes méditerranéens : les plantes passées au crible des conditions tropicales de climat, de sol, d'altitude, de compétition, de défense ou d'ordre géodynamique, ont été soumises à une épreuve très rude, mais qui comportait tous les créneaux de la préadaptation aux divers milieux du Globe, y compris les milieux froids.

Je pense avec F. HALLÉ & OLDEMAN que le développement chez le *Khaya* « issu des modèles d'AUBRÉVILLE et de SCARRONE » doit être considéré comme l'aboutissement d'un long processus de perfectionnement de l'activité méristèmatique ». Cette thèse se trouve considérablement renforcée par l'existence de la structure articulée que j'ai mise en évidence chez le *Neobeguea mahafaliensis.* Chez cette plante, le rameau devient un véritable échafaudage d'unités de développement. En tentant de prendre une vue générale,

fût-ce en acceptant de s'enfermer dans la pure spéculation, l'hypothèse qui vient à l'esprit est que l' « unité » a pu être l'organisme originel.

Dans le *Neobeguea*, l'unité végétative et l'unité générative étant parfaitement homologues, je vais jusqu'à poser que la première pourrait procéder de la seconde.

Nous rejoignons ainsi les théories de la métamérie, écartées de la science moderne sans avoir été réfutées de façon convaincante, ou soumises à un examen critique approfondi. L'existence d'une telle unité primitive relève cependant de la pure conjecture, et je suis incapable d'en esquisser quelque définition. On doit noter que les méristèmes angiospermiens fonctionnent de façon rythmique, le rythme élémentaire étant mesuré par la durée des plastochrones. Même la pure construction végétative apparaît comme une *répétition*, et ainsi se trouve introduite la notion de *multiple* qui est à la base de l'échafaudage des unités et de l'architecture des plantes ligneuses et herbacées.

Le rameau du *Neobeguea leandriana* semble marquer une étape : il s'y est produit un rééquilibrage hormonal entraînant la production d'inflorescences latérales sur le vieux bois ou d'inflorescences terminales sur le bois de la saison précédente. Les unités sont composées, et liées à la floraison terminale : le monopode est partiellement réalisé. Le mécanisme permet le maintien de la floraison en période sèche, ce qui peut être favorable dans la sélection (possibilité d'une moindre virulence des parasites des fleurs ou meilleures chances de fécondation, etc.) et une meilleure adéquation de la caducité des feuilles au climat.

D'après l'hypothèse que j'ai retenue, le *Carapa* pourrait bien représenter un raté de la monopodisation des branches. En effet, le rameau florifère, d'ailleurs de fort volume, se développe en donnant des branches latérales (garnies de fleurs) aux aisselles de bractées, puis le plus souvent il se produit une condensation brusque, en bourgeon, des bractées : le développement est bloqué. La monopodisation déjà « inventée » pour le tronc est amorcée pour les branches qui sont orthotropes. Un pas de plus et le bourgeon terminal serait végétatif.

Avec le *Capuronianthus*, la monopodisation des branches est réalisée. Par ailleurs, l'arbre est de belle venue et à feuillage persistant, donc apparemment moins bien adapté aux milieux xériques que le *Neobeguea*. L'évolution a porté sur les fruits : capsules-drupes à déhiscence imparfaite et qui ne produisent que deux graines par loge. Ces graines, légères, non ailées, bien protégées, semblent préadaptées à la dispersion par les cours d'eau.

Des essais de germination (Pl. 7), pratiqués sur le *Neobeguea* et sur le *Capuronianthus* ont permis quelques observations intéressantes, en particulier de mettre en évidence une durée extrêmement longue du pouvoir germinatif, ce qui confère un avantage important en milieu rigoureux. Une graine de *Neobeguea mahafaliensis*, récoltée le 11 août 1954, soumise au traitement anti-parasitaire et conservée en collection a été mise en germination en décembre 1958. Elle a donné une plantule (germination cryptocotylaire) avec deux cotylédons suborbiculaires, entiers, deux feuilles

simples, puis au cours des six mois suivants quatre feuilles imparipennées, à folioles dentées (divergence 2/5). La plante a été conservée en culture jusqu'à maintenant. Une graine de *Capuronianthus*, récoltée le 12 mars 1955, traitée et conservée, a été mise en germination en décembre 1958. Elle a donné une plantule à germination phanérocotylaire produisant directement des feuilles composées. Au bout de six mois, elle portait huit feuilles composées paripennées, treize en janvier 1960, quinze en avril.

Le *Neobeguea*, en rapport avec l'étroitesse écologique des milieux xériques et plus ouverts qu'il occupe, a progressé dans l'amélioration de la diaspore par rapport au *Khaya*. Cette amélioration se marque à l'évidence par la réduction du nombre des graines, par leur miniaturisation corrélative du repliement des cotylédons, par l'extension considérable de l'aile séminale périphérique. La diaspore du *Neobeguea* est une graine *parfaitement anémochore*. La réponse à deux pressions de sélection différentes est ici particuliérement claire : d'un côté, dans les *fourrés et savanes arborés*, un arbre *petit* avec des graines *légères*, largement *ailées*, *peu nombreuses* (ce qui permet la réduction de taille du fruit), ayant un *pouvoir germinatif de très longue durée*; de l'autre côté, un arbre *grand* ou *très grand*, de la *forêt dense humide*, aux graines *lourdes*, à *aile réduite*, *nombreuses* (fruit relativement gros à 4-5 loges).

V. — TAXONOMIE SYNCRÉTIQUE DES GENRES *NEOBEGUEA* ET *CAPURONIANTHUS*

NEOBEGUEA : Les longues considérations d'ordre ontogénétique que je viens de rapporter sur le genre *Neobeguea* n'ont aucune place dans la taxonomie classique. Et l'excellente description de PENNINGTON & STYLES n'en révèle que deux traits : arbres caducifoliés, inflorescences en thyrses terminales ou sur de courtes pousses latérales. Influencés par les orientations à base numérique de la taxonomie, PENNINGTON & STYLES ont établi une clé synoptique des genres par référence aux caractéres différentiels. C'est un essai utile et intéressant, mais que je cite ici pour la raison que tout caractère relevant de l'ontogénétique en est exclu : rien n'est retenu quant au mécanisme de développement. Or, les unités de développement dans l'ensemble *Khaya-Neobeguea* sont des caractéres différentiels absolus.

Mettre dans une description : « arbres caducifoliés » revient en somme à ne signaler que la marque d'un phénoméne complexe ayant de multiples variantes génétiquement fixées sans rien révéler de celles-ci. La définition de l'unité de développement précise les types d'adaptation et le mode de développement. Elle est aussi la base de toute hypothèse phylogénétique et de toute étude organogénétique.

Mettre que les inflorescences en thyrses sont terminales ou sur de courtes pousses latérales ne donne aucune indication sur les conditions génétiques et écologiques de ces importants caractères dont nous savons qu'ils sont des adaptations fixées et les éléments d'une séquence évolutionnelle oú prend place le *Khaya*. La notion de syncrétisme permet à la recherche

taxonomique qu'elle inspire de ménager ou de favoriser les ouvertures vers la connaissance des fonctions et des parentés, et ce faisant ainsi, de fonder sur des bases solides, et vraiment biologiques, la systématique.

Quoique partielles et approximatives, les études méthodiques et expérimentales restant à faire, nos connaissances sur le *Neobeguea* permettent d'introduire dans la description plusieurs éléments essentiels de taxonomie syncrétique, relatifs aux branches et à leur développement. A eux seuls, ils permettent la discrimination des trois espèces. De plus, ils ont un rôle déterminant dans l'organisation générale et le comportement de la plante. A ces éléments s'ajouteront, le jour venu, les caractères relatifs au tronc, au port, et à tout autre différenciation qualitative des méristèmes. La description devra se doubler d'au moins deux rapports, l'un écologique, l'autre phylogénétique.

TAXONOMIE. — *N. mahafaliensis:* 1) développement sympodial exclusif. 2) pousses hétérogènes, homochrones, définies.

N. ankaranensis: 1) développement sympodial en rapport avec la floraison. 2) pousses hétérogènes, homochrones, définies.

N. leandriana: 1) développement sympodial en rapport avec la floraison. 2) pousses hétérogénes, hétérochrones, définies (chaque phase homogéne est homochrone).

Khaya: 1) développement monopodial exclusif. 2) pousses hétérogènes, homochrones, indéfinies.

ÉCOLOGIE. — *N. mahafaliensis:* Pousses hétérogènes, produites en saison sèche. Tronc renflé au niveau du sol et capable de constituer d'importantes réserves hydriques.

N. ankaranensis: Phénocycle en étroite correspondance avec le climat : pousses hétérogénes à la fin de la saison sèche.

N. leandriana: Pousses génératives homogènes latérales et terminales en saison sèche. Pousses végétatives homogènes en saison des pluies.

Khaya: Pousses hétérogènes indéfinies en saison sèche et au début de la saison des pluies.

PHYLOGÉNÉTIQUE. — Le *N. leandriana* est peut-être l'espèce la plus avancée du genre, dans ses mécanismes ontogénétiques adaptés à la xérophilie. Le *N. ankaranensis* est insuffisamment connu sous cet angle. Le *N. mahafaliensis* a pu se maintenir et prospérer dans un milieu rigoureux, malgré la pérennité de sa métamérisation, peut être grâce à l' « invention » d'un procédé de mise en réserve de l'eau. Il semble d'ailleurs que les mécanismes sympodiaux puissent être très satisfaisants en milieu xérique.

Le *Neobeguea*, composé de *trois espèces* xérophiles *profondément différenciées*, est un *genre paléoendémique* s'étant engagé dans l'adaptation rapide aux milieux xériques de la Région Occidentale de Madagascar : d'où la coexistence des archaïsmes du mode de développement et des

caractéres trés évolués de l'appareil génératif. Le *Khaya*, représenté marginalement à Madagascar par une forme (venue tardivement?) de la superespèce africaine, est un genre africain orienté vers l'occupation de la grande forêt tropicale. Étant donné le faible degré de différenciation intragénérique du *Khaya* on peut penser que ce genre est d'origine récente, l'ancêtre commun du *Khaya-Neobeguea*, habitant l'aire africano-malgache avant l'élargissement du canal de Mozambique, ayant disparu.

CAPURONIANTHUS : La décussation phyllotaxique propre à ce genre, dont la valeur taxonomique a été mise en avant par PENNINGTON & STYLES, commande en fait l'ensemble architectural et organogénétique de la plante. On sait que chez les *Meliaceæ* les feuilles évoquent plus qu'ailleurs ce que la nature de la feuille a de commun avec l'axe, en particulier elles peuvent avoir une croissance discontinue prolongée. Le rachis se termine souvent par une pointe représentant un méristéme avorté, les folioles tenant un peu la place de feuilles sur un axe. Rien de surprenant donc que chez le *Capuronianthus* les feuilles soient paripennées (mais ce peut n'être que coïncidence). La structure des bourgeons à écailles décussées relève de la même loi. De même aussi celle de l'inflorescence où les bractées — et donc les ramifications — sont décussées.

L'inflorescence est d'un type cymeux bien marqué. Il est apparent que la fleur est le résultat de l'accélération du processus sexuel. Le calice est à 4 lobes imbriqués : plus précisément 2 cycles très condensés de 2 piéces décussées situées en rapport avec la disposition phyllotaxique de la bractée et des bractéoles. Le calice ne se distingue des bractéoles que par sa situation immédiatement au-dessous de la corolle, et par l'élongation du pédicelle. Néanmoins la condensation extrême des 2 cycles le constituant est l'équivalent physiologique d'un seul et unique cycle de 4 piéces : ce qui *entraîne* la constitution d'une corolle de 4 pièces alternant par leur base avec les piéces calicinales (et contortées dans leur partie supérieure); il y a changement qualitatif de la phyllotaxie. Jusqu'à la corolle incluse, l'unité morphologique du *Capuronianthus* est remarquable.

Avec les étamines et les carpelles, l'ordre phyllotaxique se maintient. La même loi de développement régle de façon frappante l'architecture de l'arbre, la structure des inflorescences, celle des fleurs (et peut-être celle des feuilles).

Le caractére si singulier de la décussation doit être replacé comme élément d'un ensemble dont nous connaissons la loi. Chez les *Meliaceæ*, de façon générale, l'inflorescence est plus ou moins cymeuse : les bractées fonctionnelles sont décussées. La décussation dans ce cas exprime une accélération brusque de la transformation végétatif-génératif. Chez le *Capuronianthus* on peut admettre — sans exclure le principe d'une généralisation à l'ensemble des Angiospermes — que toute la plante se prête d'emblée à cette opération précoce : chaque plastochrone est plus fortement sexualisé qu'à l'ordinaire et deux cycles se trouvent condensés en un, comme cela arrive au niveau du cycle externe du calice. Mais au stade floral, les événements se précipitent et aboutissent.

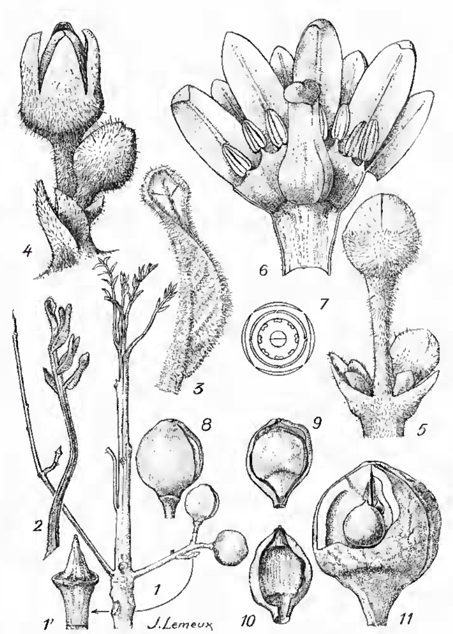
Si l'homologie entre la décussation des feuilles et leur condensation dans les cycles sexuels était admise, on pourrait se demander si l'étalement et la précocité du processus sexuel ne seraient pas un caractère relictuel. Il y a certainement des arguments en faveur de cette thèse! Là encore un caractère primitif, aurait été conservé chez un organisme par ailleurs assez évolué et présentant précisément un fonctionnement méristématique évolué, mais c'est là pure conjecture, car la thèse de la décussation en tant que caractère avancé peut être aussi aisément soutenue.

Quoi qu'il en soit, l'examen sous l'angle syncrétique du *Capuronianthus*, montre qu'il y a un lien entre la décussation des feuilles et les autres structures de la plante : sur le plan ontogénétique ce n'est pas un caractère isolé. Il montre aussi que les « naked buds » sont en réalité des bourgeons comparables à ceux des *Swietenioideæ* monopodiales : constitués de feuilles réduites à des écailles et de feuilles embryonnaires obéissant à la loi phyllotaxique. Cet examen cependant n'autorise pas à trancher la question de l'apparentement. De toute façon la conception taxonomique de PENNINGTON & STYLES et la mienne sont, sur le fond, presque identiques.

VI. — MISE EN ÉVIDENCE D'UN TYPE D'ORGANISATION JUSQU'ALORS INCONNU DANS LA FAMILLE

Les recherches que je poursuis depuis 1958 sur les *Meliaceæ* malgaches m'ont amené à mettre en évidence un certain nombre de structures rares de niveau générique : *Trichilieæ* à drupe et à poils étoilés (*Lepidotrichilia*, *Astrotrichilia*) ou à baies (*Malleastrum*), *Turræeæ* à fruit indéhiscent (*Humbertioturræa*) ou dépourvues de tube staminal et d'arille (*Calodecarya*) (la découverte de cette structure m'a entraîné à classer le *Nymania* S.O. Lindb. dans les *Meliaceæ*,) *Swietenioideæ* à embryon chiffonné (*Neobeguea*). Ces résultats imposaient de modifier, parfois assez sérieusement, les idées que l'on se faisait, à la suite de la monographie de HARMS (5), sur les rapports taxonomiques des espèces, sans que les cadres principaux établis par cet auteur en soient ébranlés. Mais j'ai aussi mis au jour ou reclassé des types d'organisation ne trouvant pas leur place dans le système de HARMS, cas du *Cedrelopsis* et du *Capuronianthus*, cas du *Neomangenotia* dont il va être traité ci-dessous.

Au cours de prospections dans le nord de la Grande Ile, précisément le 15 novembre 1970, j'eus la chance de découvrir une *Meliaceæ* que je pris tout d'abord pour un *Neobeguea*, voisin du *N. leandriana*, mais que l'analyse devait révéler être une *Meliaceæ* nouvelle et fort étrange. C'était un arbuste dépouillé de ses feuilles et portant des fruits et de minuscules fleurs. Habitant les rocailles calcaires où croît aussi le *Neobeguea ankaranensis* et certains *Coffea* (*C. pervilleana*, *C. boiviniana*, *C. perrieri*) et, dans des stations voisines, le *Capuronianthus*, le *Coffea mogeneti* (= *C. heimii*), cette plante xérophile semble bien adaptée et propre à la Région occidentale. Elle présente une organisation qui n'a pas d'équivalent dans les sous-familles



Pl. 9. — **Neomangenotia ankaranensis** : **1,** rameau avec jeunes feuilles et fruits × 2; **1'**, pédoncule du fruit restant fixé à l'arbre, composé d'un axe périgynique et d'une columelle; **2,** jeune feuille × 2; **3,** foliole jeune × 8; **4, 5,** boutons floraux × 14; **6,** fleur étalée après incision × 16; **7,** diagramme; **8,** fruit avec le pédoncule × 2; **9,** fruit ouvert, une moitié de l'épicarpe et le pédoncule ont été retirés × 2; **10,** une moitié d'épicarpe × 2; **11,** fruit sans épicarpe (endocarpe), après ouverture d'une fenêtre : on voit deux ovules, dont un avorté × 4.

décrites. Je propose de considérer l'espéce comme le type d'un genre nouveau sous le nom de *Neomangenotia* [1] :

NEOMANGENOTIA Leroy, *gen. nov.* (Pl. 9,10).

Arbuscula foliis caducis. Inflorescentiæ paniculatæ axillares. Flores ♀ perigyni, receptaculo cupulato, sepala 4 valvata, petala 4 leviter imbricata v. subvalvata, stamina 8 (2-plo 4) ferenti; discus nullus; ovarium 2-loculare, ovulis collateralibus in quoque loculo 2, ab apice pendentibus, septo apice imperfecte clauso; stylus brevis, stigmatibus 2 cohaerentibus. Flores♂ ignoti. Capsula drupacea septicida, loculis 1-2-spermis. Semen exalatum, micropyle apicem versus locata.

TYPUS GENERIS : *Neomangenotia ankaranensis* Leroy.

Neomangenotia ankaranensis Leroy, *sp. nov.*

Ramuli defoliati crassissimi, 6-7 mm diam., tenuiter tomentosi, resina rubella; juveniles valde tomentosi. Folia imparipennata, 7-9-foliolata, juvenilia valde tomentosa. Foliola nervis 7-8-jugis, apice cuneata v. spathulata. Axis inflorescentiæ striatus, 4-12 cm longus. Flores pedicellati, 2-3 mm longi, Bracteæ alternæ v. oppositæ, 1-3 mm longæ. Bracteolæ oppositæ v. suboppositæ.

TYPE : *Leroy II-25*, forêt de Mahory au sud d'Anivorano N, Ankarana, fl., fr., 15.11.1970 (holo-, P).

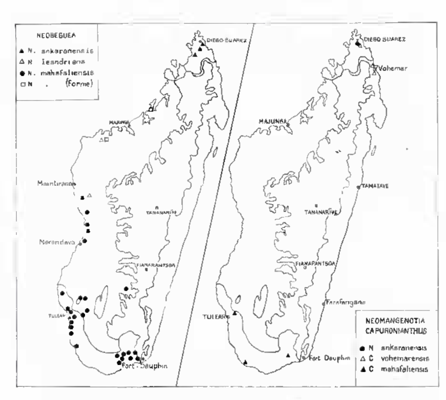
Le *Neomangenotia* se caractérise par des pousses homochrones, hétérogénes, indéfinies, produites à la fin de la saison sèche, l'arbre étant encore complétement dépouillé. Ces pousses sont comparables à celles du *Khaya*, mais les besoins écologiques sont différents et, taxonomiquement, les genres sont trés éloignés. Le mécanisme de développement du *Neomangenotia ankaranensis* semble, dans l'interprétation donnée ci-dessus, d'un niveau élevé d'évolution.

Par l'ensemble de ses caractéres : fleurs périgynes, ovaire à 2 loges, loges 2-ovulées, c'est une plante relativement évoluée. Certains de ses caractères essentiels, drupes septicides, fleurs périgynes, ne se retrouvent nulle part dans les *Meliaceæ*. En particulier, la périgynie y est singuliére : au moment de la chute des fruits, ceux-ci se détachent au niveau de la partie supérieure de la coupe réceptaculaire (conceptacle), laquelle reste attachée aux axes de l'infrutescence.

Sur le plan phyllotaxique, la fleur n'a rien d'original. Les bractéoles sont opposées ou subopposées, 4 sépales valvaires, 4 pétales valvaires. 8 étamines (sans pollen dans les fleurs ♀). Ovaire 2-loculaire, à loges 2-ovulées. 2 stigmates.

Apparentement : le *Neomangenotia* est une structure profondément isolée qui mérite, semble-t-il, de constituer le type d'une sous-famille à part, les *Neomangenotioideæ*, proche des *Melioideæ :*

1. Dédié au Prof. G. MANGENOT avec qui j'ai fait une prospection dans le Sud de Madagascar en 1970.



Pl. 10. — Distribution géographique des genres Neobeguea, Capuronianthus et Neomangenotia. (C'est par erreur que la limite entre des domaines de végétation de l'Est, du Centre et de l'Ouest (N) n'a pas été représentée par un seul trait allant jusqu'à la côte.)

NEOMANGENOTIOIDEAE, Leroy, *subfam. nov.*

Folia spiraliter disposita. Flores perigyni. Loculi 2 ovulis præditi. Stylus breviter capitatus. Capsula drupacea septicide dehiscens. Semina exalata.

Typus subfamiliæ : *Neomangenotia* Leroy.

Voici (page suivante) sous forme de tableau la position relative des *Neomangenotioideæ* dans la famille.

Ce tableau appelle quelques commentaires et développements :

1) Les 5 sous-familles (les 4 de la classification de Pennington & Styles et la 5e aujourd'hui ajoutée) composant la famille sont présentes à Madagascar.

Cependant, les *Melioideæ* n'y sont représentées que par 2 tribus (*Turræeæ*, *Trichilieæ*) sur 7, lesquelles se trouvent aussi en Afrique mais avec

Quivisianthoideæ	*Carapoideæ*		*Swietenioideæ*	*Melioideæ*	*Neomangenotioideæ*
	Capuronianthеæ[1]	*Carapeæ*			
fl. hypogynes	fl. hypogynes	fl. hypogynes	fl. hypogynes	fl. hypogynes[2]	fl. périgynes
loges (1-) 2-ovulées	loges 2-ovulées, souvent 1-2 ovules vestigiaux	loges multiovulées	loges multiovulées	loges 2-ovulées	loges 2-ovulées
capsules loculicides	drupes capsularoïdes, endocarpe septifrage, columelle mince	capsules septifrages, columelle mince	capsules septifrages, columelle épaisse	capsules loculicides ou fr. indéhiscents	drupes septicides
graines ailées	graines non ailées liégeuses	graines non ailées liégeuses ou ligneuses	graines ailées	graines non ailées	graines non ailées

1. Pour PENNINGTON & STYLES, les *Carapeæ* prendraient place dans les *Swietenioideæ*, les *Capuronianthеæ*, accédant au rang de sous-famille, deviendraient des *Capuronianthoideæ*.
2. Les pétales peuvent être soudés partiellement au tube staminal (*Turræanthus, Munronia*, ...).

une troisième, pantropicale, les *Guareæ*. 4 tribus sont endémiques dans l'aire Asie-Pacifique : *Melieæ*, *Vavæeæ*, *Aglaieæ*, *Sandoriceæ*.

La différenciation des *Melioideæ* a pour centre originel l'Asie, mais certaines ont rapidement gagné l'Afrique et Madagascar, atteignant parfois l'Amérique, avant la disjonction.

2) 3 sous-familles sont monotypiques.

3) Ces 3 sous-familles sont endémiques à Madagascar. L'étude taxonomique des *Meliaceæ* est encore insuffisamment avancée pour que des conclusions solides puissent être tirées. Les faits que je viens de rapporter amènent cependant à considérer la Grande Ile comme une partie au moins du berceau de la famille, ce qu'y atteste l'existence de 3 lignées très isolées et paucispécifiques.

Les *Swietenioideæ*, à l'exclusion des *Xylocarpeæ*, devaient être réparties déjà de façon large avant les disjonctions continentales, et les lignées génériques étaient en place.

Sur le plan aréologique, en effet, il y a 3 groupes absolus de genres :

1) Les américains : *Cedrela*, *Swietenia*, *Schmardæa*.

2) Les africano-malgaches : *Neobeguea*, *Khaya*, *Entandrophragma*, *Pseudocedrela*, *Lovoa*.

3) Les asiatiques : *Toona*, *Soymida*, *Chukrasia*.

On note la présence des seules *Swieteniеæ* en Afrique, à l'exclusion des *Cedreleæ* et là leur relative importance (5 contre 2). Les genres sont parfaitement délimités, mais la parenté est assez proche entre *Khaya*, *Soymida*, *Swietenia* et *Neobeguea*.

Chacun des 3 groupes est phylogénétiquement hétérogène, et il n'y a aucune coïncidence entre les rapports morphologiques d'une part, géographiques d'autre part.

Le berceau des *Swieteniеæ* semble donc être l'Afrique tropicale et Madagascar, où leur taxogenèse était très avancée déjà avant les disjonctions continentales.

Curieusement, l'Afrique ni l'Amérique n'ont aucune tribu endémique. Sur un total de 52 genres, 25 genres dont 21 endémiques sont de l'aire Asie-Pacifique; 19 de l'Afrique, dont 12 endémiques; 13 malgaches dont 8 endémiques; 8 américains dont 4 endémiques.

Comme on peut le penser d'aprés l'ampleur et la profondeur du phénomène, la taxogenèse des *Meliaceæ* a eu l'Ancien Monde pour cadre principal. Et dans quelques-unes de ses orientations elle s'est montrée particulièrement active : le genre *Aglaia* compterait une centaine d'espèces, le *Trichilla* environ 70, le *Dysoxylum* et le *Turræa* environ 60 chacun. D'autres comptent entre 15 et 30 espèces : *Guarea*, *Chisocheton*, *Entandrophragma*, *Malleastrum*, *Astrotrichilia*. Mais, pour les trois quarts, les genres de *Meliaceæ* sont paucispécifiques et comptent de 1 à 5 espèces. Les études de structure et de phylogénétique devront nous renseigner sur l'ancienneté de ces genres.

REMARQUES GÉNÉRALES ET RÉSUMÉ

Il est notable que la taxonomie des plantes se pratique presque, aujourd'hui encore, comme si le grand phénomène de l'évolution biologique n'avait pas été découvert. Celui-ci n'intervient guére sinon dans l'esprit du moins dans la conscience du descripteur d'espèces ou de genres; considéré comme relevant de l'hypothèse, il en est même le plus souvent délibérément écarté [1]. Le taxonomiste classique pense que les faits doivent imposer l'idée, celle-ci venant *a posteriori*, et nous en serions encore à l'étape préalable d'accumulation des faits bruts, allant jusqu'à tenter parfois, dans les plus récentes démarches de la science, de substituer l'ordinateur à la pensée du botaniste

1. C'est ce qu'exprime, semble-t-il, mais à sa manière idéaliste, le Faust de Gœthe :

« Pour connaître et décrire une chose vivante,
On cherche tout d'abord à en chasser l'esprit;
On tient dans sa main les parties,
Ne manque hélas! que l'esprit qui les lie. »

Gœthe, La Métamorphose des Plantes, Triades, Paris 1975, p. 17.

suspectée par principe d'imprégnation subjective. Or, la science a marché depuis le XVI[e] siècle, et d'innombrables idées ont pris rang de fait et ont pu être intégrées dans la loi suprême de l'évolution.

Je pense que la taxonomie moderne doit s'ouvrir à la théorie et comprendre qu'elle s'identifie à la biologie elle-même ce que des développements récents comme la physiologie comparée de la photosynthèse ou celle des protéines, démontre bien.

Au niveau pratique de l'analyse des taxons, et compte tenu des difficultés de toutes sortes dues à l'insuffisance du matériel et des moyens de connaissance, je préconise au moins une condition primordiale : l'orientation biologique. Dans cette orientation, le taxonomiste prendra en compte les acquisitions théoriques de la science. Il ne décrira pas ce qu'il voit, mais le schème théorique de ce qu'il voit. On lui demandera de situer les faits l'un par rapport à l'autre, dans l'espace et dans le temps, et de relier entre eux les niveaux d'intégration.

Nous sommes très loin ici des principes de la taxonomie numérique, non pas en ce qu'elle propose l'utilisation de nouveaux outils, mais dans la mesure où tournée vers la statique elle tranche entre les caractères qu'elle immobilise et isole, efface l'intuition et prétend obtenir de la machine qu'elle résolve les problèmes [1].

Vus sous l'angle syncrétique les faits se relient entre eux, les fonctions s'imposent dans leur unité, le mouvement devient caractère essentiel d'une taxonomie synonyme de taxogénétique.

J'ai tenté d'appliquer, sans dépasser les limites d'une ébauche, les principes de cette méthode, que j'appelle *taxonomie syncrétique*, aux *Meliaceæ*, et l'on a pu voir que je n'ai guère freiné les élans de mon imagination, m'aventurant parfois dans le pur inconnu, mais je dois attirer l'attention avec force sur le fait que la taxonomie syncrétique se définit par son principe d'une part, par ses apports d'autre part. L'hypothèse la plus incontrôlée peut y avoir sa place, à condition de se donner clairement pour telle. Sur le plan des apports, la méthode a conduit à une moisson très positive : découverte de la structure articulée chez le *Neobeguea mahafaliensis*, établissement d'une clé des espèces d'après les modes ontogénétiques, reconnaissance du mécanisme sympodial chez le *Xylocarpus*, hypothèses diverses sur le développement et les apparentements, etc.

BIBLIOGRAPHIE

1. AUBRÉVILLE, A. — Flore forestière de la Côte d'Ivoire, ed. 2 (1959).
2. CORNER, E. J. H. — The Durian theory or the origin of the Modern Tree, Ann. Bot., ser. nov., **13** (52) : 367-414 (1949).
3. HALLÉ, F. & MARTIN, R. — Étude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg.) Euphorbiacées-Crotonoïdées, Adansonia, ser. 2, **8** (4) : 475-503 (1968).

1. Mais il est sûr, cependant, qu'un jour, quand l'approfondissement biologique aura mieux fait comprendre les caractères, les deux méthodes se rejoindront.

4. HALLÉ, F. & OLDEMAN, R. A. A. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux, Paris, Masson (1970).
5. HARMS, H. — *in* A. ENGLER & K. PRANTL, Die Natürl. Pflanzenfam., ed. 2 (1896) 1961 : 1-183 (1940).
6. KOECHLIN, J., GUILLAUMET, J.-L. & MORAT, Ph. — Flore et végétation de Madagascar, Lehre Cramer (1974).
7. LEROY, J.-F. — Les Acajous de Madagascar (*Khaya et Neobeguea*), C. R. Acad. Sc. Paris **246** : 2638-2641 (1958).
8. — Recherches sur les *Meliaceæ* : le *Capuronianthus*, genre nouveau endémique à Madagascar, type de la tribu des *Capuronianthеæ* trib. nov. sous-famille des *Carapoideæ* subf. nov., C. R. Acad. Sc. Paris **247** : 1374-1376 (1958).
9. — Notice Titres et Travaux, II, Paris (1968).
10. — Le genre *Neobeguea* (Méliacée), Journ. Agric. Trop. **27** (5-6) : 232-233 (1970).
11. — Le concept d'une unité de développement et la Taxonomie du genre *Paracoffea* Leroy, C. R. Acad. Sc. Paris **274** : 1682-1685 (1972).
12. — Recherches sur les Rubiacées de Madagascar, Adansonia, ser. 2, **14** (1) : 49-52 (1974).
13. — Espèces et spéciation. Remarques à propos du genre *Schizolæna* (*Sarcolænaceæ*), Boissiera **24** : 339-344 (1975).
14. MORAT, Ph. — Les savanes de l'Ouest de Madagascar, Mémoires O.R.S.T.O.M. **18** (1972).
15. PENNINGTON, T. D. & B. T. STYLES. — A generic monograph of the *Meliaceæ*, Blumea **22** : 419-540 (1975).
16. PRÉVOST, M.-F. — Architecture de quelques Apocynacées ligneuses, Mém. Soc. Bot. Fr. **114** : 23-36 (1967). Colloque sur la Physiologie de l'Arbre, Paris (1966).
17. STEBBINS, G. L. — Flowering Plants Evolution above the Species Level. Belknap Harvard (1974).
18. VERDCOURT, B. — Remarks on the Classification of the *Rubiaceæ*. Bull. Jard. Bot. Etat Bruxelles **28** : 209-290 (1958).

Laboratoire de Phytomorphologie de l'E.P.H.E.
Laboratoire associé n° 218 du C.N.R.S.
Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - PARIS.